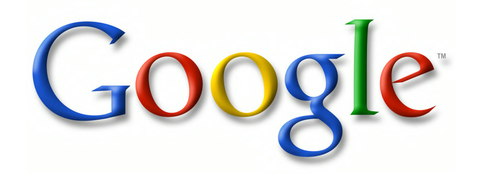
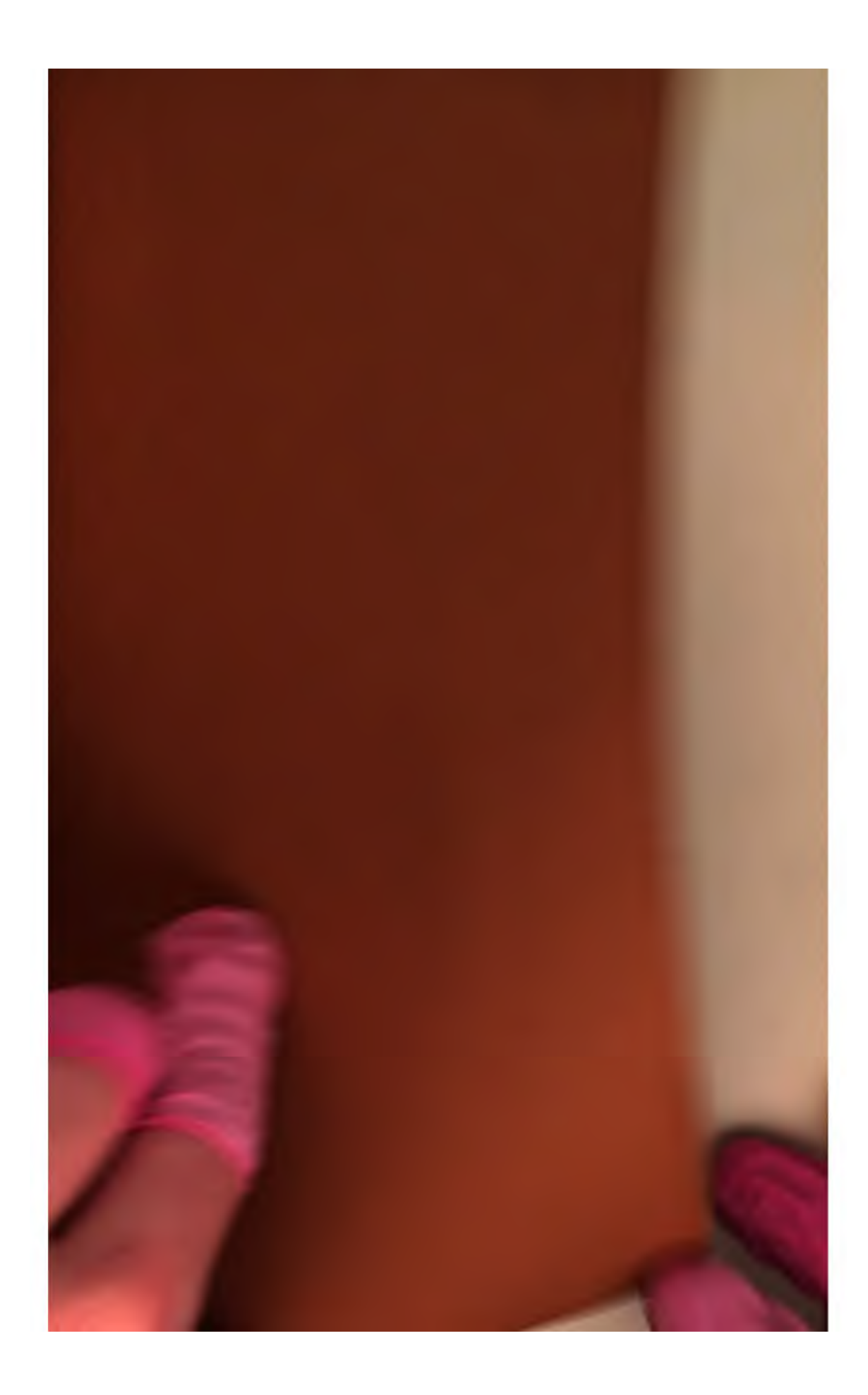






600025353O
PRESS G.67
SHELF K.
No 34.
C
16676 d 29/1





HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

ERSTER BAND.

Erste Abtheilung.

DIE LEHRE VON DER PFLANZENZELLE.

VON

WILH. HOFMEISTER.



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1867.

DIE LEHRE

VON DER

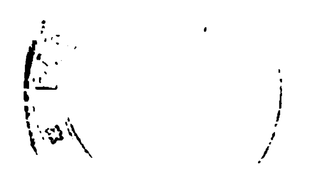
PFLANZENZELLE.

VON

WILH. HOFMEISTER

O. PROF. DER BOTANIK DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

MIT 58 HOLZSCHNITTEN.



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1867.

VORWORT.

Das Buch, dessen erste Abtheilung hiermit der Oeffentlichkeit übergeben wird, verdankt seine Entstehung dem Umstande, dass im persönlichen wissenschaftlichen Verkehr zwischen Mitarbeitern an demselben mit besonderer Schärfe die Schwierigkeit der Orientirung auf dem weiten Gebiete der physiologischen Botanik hervortrat. Seit dem mehr als 30 Jahre zurückliegenden Erscheinen der Physiologie végétale De Candolle's ist nicht auch nur der Versuch erneuert worden, die Summe der festgestellten Thatsachen unter gemeinsame Gesichtspuncte zu ordnen. Die zahlreichen, während der letzten Jahrzehnte veröffentlichten Lehrbücher setzen sich nicht den Zweck, ein Repertorium der sicheren Erfahrungssätze zu bieten. Schon die Begränzung des Raumes nöthigte die Verfasser zur engen Auswahl, zur knappen Behandlung mindestens einzelner Abschnitte. In einer Menge von Rinnsalen, kaum übersichtlich, fliesst der Strom der Literatur unserer Wissenschaft. Der Einzelne beschränkt sich in der Regel auf die genaue Kenntnissnahme von den Leistungen innerhalb eines umgränzten Gebietstheils. Der Gedanke lag nahe, durch das Zusammenwirken Mehrerer dem lang empfundenen Mangel eines Handbuchs zum Nachschlagen abzuhelfen; durch ein Zusammenwirken, bei welchem jedem der Betheiligten die volle Selbstständigkeit der Darstellungsweise bleiben musste. Der bestimmte Plan dazu gestaltete sich zwischen dem Herausgeber und einigen ihm befreundeten Forschern im Jahre 1861.

Die zu dem Unternehmen sich Vereinigenden waren sich völlig klar über die Schwierigkeiten seiner Ausführung und über die unvermeidlichen Mängel des vollendeten Werks. Schon die Frage der Vertheilung des Stoffes war ein Stein des Anstosses. Die Wissenschaft lässt sich nicht in einzelne Arbeitsgebiete der Art theilen, dass die Gränzen der Bezirke überall einander sich berühren. Die Theilung des Stoffs unter mehrere Autoren bedingt eine gewisse Unvollständigkeit der Bearbeitung. Noch schwerer ins Gewicht fällt der unausweichliche Uebelstand, dass eine und dieselbe Erscheinung in verschiedenen Abschnitten des Buches nicht nur von verschiedenen Verfassern erörtert werden muss, sondern

dass auch dabei eine Differenz der Auffassungen hervortreten kann und wird. Die Hindernisse erwiesen sich während der Durchführung des Plans noch grösser, als bei der Fesstellung desselben. Die Mehrzahl der ursprünglich Zusammentretenden hat trotz alledem auf der Verwirklichung desselben beharrt; überzeugt durch ihre vereinte sauere Arbeit der allgemeinen Benutzung ein wissenschaftliches Hülfsmittel darzubieten, das von einem Einzelnen nicht geliefert werden kann, und an dessen Brauchbarkeit im Grossen und Ganzen die Herausgeber nicht zweifeln.

Der zu behandelnde Stoff ist in folgender Weise unter die einzelnen Mitarbeiter vertheilt[1]:

Erster Band. Die Lehre von der Pflanzenzelle: W. Hofmeister.
Allgemeine Morphologie der Vegetationsorgane: derselbe.
Die Lehre von der Sprossfolge: Th. Irmisch.
Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen: A. de Bary.

Zweiter Band. Morphologie und Physiologie der Pilze und Flechten } A. de Bary.
" " " " Algen } A. de Bary.
" " " der Muscineen und Gefässkryptogamen: W. Hofmeister.

Dritter Band. Geschlechtliche Fortpflanzung der Phanerogamen: W. Hofmeister.

Vierter Band. Experimentalphysiologie der Pflanzen: J. Sachs.

In dem vorliegenden Abschnitte des Buches hat mir die Behandlung von Fragen obgelegen, die zum Theil gegenwärtig in vollem Flusse sind. Die Discussion vieler ist eben jetzt lebhaft im Gange. Dies der Grund, der mich veranlasste, allgemeinere Folgerungen öfters nur anzudeuten, nicht ausdrücklich zu ziehen. — Bei Anführung der Literatur bin ich bemüht gewesen, die ersten Urheber und Gewährsmänner der wichtigeren Folgerungen und Thatsachen zu nennen. Die Aufgabe, solche aus einer weit zurück liegenden Zeit ausfindig zu machen, gehört zu den schwierigsten; sie wird schier unlösbar bei Erfahrungssätzen, die seit lange völlig Gemeingut geworden sind. In solchen Fällen habe ich von weitläufigen literarhistorischen Studien abgesehen: liegt es doch überhaupt nicht im Plane unseres Buches, nebenher den Stoff zu einer Geschichte der Pflanzenphysiologie zu liefern. Die Aufgabe einer solchen Geschichte fordert eben eine völlig selbstständige Lösung. — Das Manuscript meiner Arbeit war im Herbste 1865 vollendet; später erschienene Arbeiten habe ich nur ausnahmsweise, während des durch die Ereignisse des letzten Sommers längere Zeit unterbrochen gewesenen Druckes, noch benutzen und erwähnen können.

Heidelberg, den 1. October 1866.

W. Hofmeister.

---

1) Jetzt, im Herbst 1866, nach dem Ausscheiden einiger, auch eines der im Programm vom Herbst v. J. genannten Mitarbeiter.

INHALTSVERZEICHNISS.

Erster Abschnitt.

Das Protoplasma.

Zweiter Abschnitt.

Zellbildung.

Dritter Abschnitt.

Die Zellhaut.

Vierter Abschnitt.

Geformte Inhaltskörper der Zelle.

Druckfehler.

S. 2. Zeile 3 von unten l. Plasmodien statt Protoplasmen.
S. 79. Absatz 1 von oben Zeile 14 statt Hibescus l. Hibiscus.
S. 108. Z. 8 von oben bulbosa statt bullosa.
S. 183. Z. 14 von unten zw. Barb und Orthotr. ein.

Erster Abschnitt.

Das Protoplasma.

§ 1.

Vorkommen und Bestandtheile des Protoplasma.

Alle Pflanzen, wie verschiedenartig auch im Uebrigen ihr Bau und ihre Formen sein mögen, stimmen unter sich in einem wesentlichen Zuge ihrer Organisation überein. Jede Pflanze besteht mindestens zu irgend einer Periode ihres Daseins aus einer oder aus mehreren Zellen: Hohlkörpern mit für Wasser und Gase durchdringbaren Wänden und theils festem, theils flüssigem Inhalte. Nur wenige Pflanzen zeigen während einer längeren Frist ihres Entwickelungsganges einen anderen Bau, als die Zusammensetzung aus Zellen. Die grosse Mehrzahl aller Gewächse besteht in jedem Zeitpunkte ihres Lebens aus Zellen und den wenig veränderten Umwandlungsproducten von Zellen. Jedes Individuum, jedes Organ ist in seiner frühen Jugend lediglich aus Zellen aufgebaut. Mit Recht bezeichnet man die Zellen als die Elementarorgane der Pflanzen.

Die Gemeinsamkeit der Entwickelung der Formen der Gewächse lässt sich noch weiter zurück verfolgen, als bis zu den wenigzelligen oder einzelligen Zuständen jedes Einzelwesens. Alle der Beobachtung zugängliche Neubildung im Pflanzenreiche beginnt mit der selbstständigen Gestaltung eines Theiles der Masse eines bereits bestehenden Organismus. Die Substanz, deren eigenartiges Verhalten die neue Entwickelung einleitet, ist allerwärts ein wesentlich gleichartiger Körper von zähe flüssiger Beschaffenheit, reichlich Wasser enthaltend, von leichter Verschiebbarkeit seiner Theile; quellungsfähig, in hervorragender Weise die Eigenschaften einer Colloidsubstanz besitzend[1]) — ein Gemenge verschiedener organischer Substanzen, unter denen eiweissartige Stoffe und solche der Dextrinreihe nie fehlen, von der Consistenz eines mehr oder minder dicklichen Schleimes, mit Wasser nur langsam und nicht in jedem beliebigen Verhältnisse mengbar: das Protoplasma[2]).

Das Protoplasma erscheint, auch bei stärkster Vergrösserung, gegen wässerige Flüssigkeiten, die dasselbe umgeben oder die in Hohlräume des Protoplasma

1) Graham, in Philos. Transact. 1860, p. 180.
2) Diesen Namen verlieh ihm H. v. Mohl (Bot. Ztg. 1846, p. 74), seiner augenscheinlichen Bedeutung für jede Neubildung halber.

eingeschlossen sind, mit scharfen Umrissen abgegrenzt. Es besteht aus einer durchsichtigen, farblosen oder blassgelblichen Grundsubstanz, und dieser eingebetteten, mehr oder minder zahlreichen und grossen, nicht selten äusserst kleinen Körpern anderen Lichtbrechungsvermögens.

Die gelbe Färbung, welche das Protoplasma mit Iod, die rosenrothe, welche es mit Zucker und Schwefelsäure annimmt; die ammoniakalischen Dämpfe, welche isolirtes Protoplasma oder protoplasmareiche Pflanzentheile beim Verbrennen entwickeln, zeigen stickstoffhaltige Körper als nie fehlende Bestandtheile des Protoplasma an. Das Protoplasma jugendlicher Neubildungen erhält bei Behandlung mit wässeriger Lösung von Kupfervitriol und darauf mit Kalilauge violette Färbung. Es zeigt somit einer seiner Bestandtheile die von Piotrowski und Czermak nachgewiesene charakteristische Reaction der eiweissartigen Körper. An dem, bisweilen ziemlich reichlich vorhandenen protoplasmatischen Inhalte langgestreckter Parenchym- und ähnlicher völlig ausgebildeter Zellen wird diese letztere Reaction vermisst. Das Protoplasma ist hier zwar stickstoff- aber nicht mehr eiweisshaltig.[1]) Die sehr kleinen, der Grundsubstanz des Protoplasma eingestreuten Körperchen das Licht anders brechenden Stoffes sind in vielen Fällen nachweislich zum Theil fettes Oel. In den Zellen des jungen Endosperms von Lathraea squamaria, in den befruchteten Keimbläschen von Crocus vernus, in vegetativen Fäden oder in jungen Fructificationsorganen von Vaucheria, Saprolegnia fliessen sie, bei längerem Liegen des Präparates in einer Lösung von Chlorcalcium, zu grösseren Tropfen zusammen, die gegen alle anwendbaren Reagentien wie flüssiges Fett sich verhalten. In Präparaten auch aus zahlreichen anderen Protoplasma enthaltenden Pflanzentheilen treten Theile desselben bei längerer Aufbewahrung in Chlorcalciumlösung zu jenen ganz ähnlich aussehenden, nur kleineren Tropfen zusammen. Die Anwesenheit von Fett im Protoplasma scheint demnach eine weit verbreitete, vielleicht allgemeine Erscheinung zu sein.

Ein Gehalt des Protoplasma an Körpern der Amylumreihe muss aus den Lebenserscheinungen des Protoplasma erschlossen werden: namentlich aus dem Auftreten von Zellhautstoff an isolirten Protoplasmamassen. Der directe Nachweis war bis jetzt nicht möglich, da wir kein mikrochemisches Reagens auf Stoffe der Dextrinreihe besitzen, dessen Wirkung bei gleichzeitiger reichlicher Anwesenheit von eiweissartigen Stoffen nicht durch die intensivere Färbung dieser verdeckt würde. Für eine Reihe von Fällen lässt sich indess darthun, dass in die Zusammensetzung von Protoplasma ein Körper eingeht, der eine unmittelbare Umwandlung von Zellhautstoff ist. Die protoplasmatischen Fäden und Massen (die Plasmodien) der Myxomyceten werden bei langsamer Einwirkung trockener Luft zu Klumpen wachsartiger bis hornartiger Consistenz, die aus grossen Zellen bestehen. Die Wände dieser Zellen zeigen, wenigstens in gewissen Fällen, eine der charakteristischen Reactionen des pflanzlichen Zellhautstoffes: bei Behandlung mit Iod und Schwefelsäure färben sie sich blau. Wird solchen zellig gewordenen Dauerzuständen der Myxomyceten bei genügender Wärme Feuchtigkeit reichlich zugeführt, so verwandeln sie sich wieder in bewegliches Protoplasma, in dessen Masse die Substanz der starren Zellhäute wieder verfliesst.[2])

Die Hauptmasse des Protoplasma ist Wasser. Auch in den zähest schleimigen Protoplasmen, dem des Aethalium septicum z. B. kurz vor der Bildung des Fruchtkörpers ist der Wassergehalt etwa 70 pCt. (bestimmt durch Wägung einer Quantität des frischen Protoplasma und durch Wägung desselben nach Trocknung bei + 100° C. nach Aufhören von Gewichtsabnahme).

---

1) Sachs, Flora 1862, p. 293.

2) de Bary, Zeitschr. f. wiss. Zool. X, 1860, p. 133; die Mycetozoen, Lpz. 1864, p. 198. — Ich halte die für die Pflanzennatur der Myxomyceten sprechenden Gründe für die überwiegenden, und stehe nicht an, die Lebenserscheinungen der protoplasmatischen Zustände dieser Organismen als Beispiele für die Eigenschaften pflanzlichen Protoplasmas anzuführen.

Der Erfahrungsatz, dass neue Organismen nur aus Theilen bereits vorhandener lebender Organismen sich entwickeln können, gilt bis jetzt mit ausnahmsloser Schärfe. Nie und nirgends konnte bis heute die Entstehung neuer Organismen, lebensfähiger Zellen, durch das Zusammentreten formloser, nicht organisirter Substanzen mit Sicherheit nachgewiesen werden. Jede Untersuchung, welche Bürgschaften dafür gab, dass der Zutritt entwickelungsfähiger Keime von Pflanzen und Thieren zu den dem Versuche unterworfenen Stoffen vollständig abgeschnitten war, lieferte übereinstimmend das Ergebniss, dass die Erscheinung von Organismen unterblieb. In allen Fällen, wo im Innern geschlossener und lebender Zellen fremdartige Organismen beobachtet sind, wurde der Eintritt ihrer Keime in diese Wohnräume genügend dargethan; und es hat kaum noch auch nur ein geschichtliches Interesse, die Bestrebungen zum Nachweis einer Urzeugung anzuführen. Kaum zeigt sich zur Zeit noch eine Hoffnung zur Erfüllung eines der dringendsten Wünsche der Naturforschung: des Wunsches, der Neuerschaffung einer Pflanze oder eines Thieres als Zeuge beiwohnen zu können. Aber eine arge Uebereilung würde es sein, aus dem negativen Ergebniss der bisherigen genaueren Experimente die Unmöglichkeit jedes künftigen Gelingens folgern zu wollen. Nur das Eine darf aus den bisherigen Erfahrungen abgeleitet werden, dass die künftige Untersuchung völlig neue Wege einzuschlagen hat; der bisher betretene der Forschung nach dem Auftreten der von in Zersetzung begriffener organischer Substanz lebenden Pflanzen oder Thiere ist aussichtslos.

§ 2.

Hautschicht des Protoplasma.

Die allgemeine Eigenschaft tropfbar-flüssiger Körper einer die innere Masse weit übertreffenden Dichtigkeit ihrer Oberflächen[1]) tritt beim Protoplasma in anschaulichster, dem Auge direct wahrnehmbarer Weise hervor. Jede Protoplasmamasse ist an ihrer Aussenfläche umgrenzt von einer zwar dünnen, in manchen Fällen aber einen messbaren Durchmesser erreichenden Schicht, die von der inneren Masse durch den Mangel der dieser eingelagerten grösseren festen körnigen Bildungen, und dadurch bedingte höhere Durchsichtigkeit, durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und durch grössere Dichtigkeit und Festigkeit sich unterscheidet. Diese peripherische, hautähnliche Schicht des Protoplasma ist nach Innen nicht scharf abgegrenzt; sie geht in die körnige, minder dichte Masse des Innern allmälig über. Die grösseren, zu äusserst gelegenen Körnchen dieser ragen mit einem Theile ihres Körpers in die hyaline peripherische Schicht hinein. Eine Abtrennung der peripherischen Schicht von der innern Masse ist am lebenden Protoplasma nicht ausführbar. Beide Theile des Protoplasma differiren nicht so sehr in ihrem Verhalten gegen Einflüsse, welche nicht den Vegetationsprocess des Protoplasma für immer zerstören, als dass nicht die peripherische Schicht jeder Gestaltänderung der innern Masse in dichter Angeschmiegtheit folgte. Die dichtere Aussenschicht am Protoplasma soll als Hautschicht[2]) derselben bezeichnet werden.

Nur im wandernden Protoplasma tritt unter Umständen eine Trennung der Innenmasse von der Hautschicht ein, die dann in Form eines leeren Schlauches zurückbleibt. So bei Plasmodien von Myxomyceten an dünnen, lange ihre Gestalt bewahrenden Aesten derselben (vgl. § 8), in älteren Theilen der Fäden der Vaucheria sessilis, aus denen das Protoplasma, ein-

1) Hagen in Poggendorff's Ann. 143, 1846, p. 1. — 2) Eine von Pringsheim zunächst für die peripherische Schicht des protoplasmatischen Inhalts lebender Zellen vorgeschlagene Benennung: Unters. über Bau u. Bildg. der Pflanzenz. Berlin, 1854, p. 8.

schliesslich des eingebetteten Chlorophylls, nach den wachsenden Vorderenden fortrückt, mit Ausnahme der Hautschicht, die der Zellhaut anliegend oder von ihr etwas sich zurückziehend, in dem, übrigens nur Wasser haltenden Fadenstück zurückbleibt.

§ 3.
Permeabilität des Protoplasma für wässerige Flüssigkeiten.

In Uebereinstimmung mit den übrigen Colloidsubstanzen, sowohl derer von festem als von halbflüssigem Aggregatzustande, besitzt das Protoplasma die Fähigkeit, diosmotische Vorgänge zu vollziehen. Eine Schicht von Protoplasma lässt Wasser in ähnlicher Weise diffundiren, wie eine pflanzliche oder thierische feste Membran, oder wie eine Schicht aus Stärkekleister oder aus flüssigem thierischem Leim.[1]) Und ebenso wie bei diesen ist das Verhalten des Protoplasma gegen verschiedene Flüssigkeiten ein sehr verschiedenartiges. Wasser wird mit Leichtigkeit in die molekularen Zwischenräume des Protoplasma eingelassen. Dem Durchgang in Wasser gelöster Stoffe setzt es grossen Widerstand entgegen. Aus vielen wässerigen Lösungen nimmt das Protoplasma nur Wasser auf und lässt nur ihr Wasser durch. Sein Widerstand gegen die Aufnahme und den Durchgang in Wasser gelöster Stoffe ist in allen der Beobachtung zugänglichen Fällen noch grösser, als der der Zellhäute.

Diese Eigenschaft des Protoplasma zeigt sich vor Allem in dem Verhalten desselben gegen Lösungen von Farbstoffen in Wasser. Wo gefärbte Vacuolenflüssigkeit (§ 4) vorhanden ist, da ist das Protoplasma farblos: so z. B. in den Staubfädenhaaren von Tradescantia virginica, in den einzelnen rothsaftigen Zellen der Epidermis von Vallisneria spiralis, in den Zellen des Fruchtfleisches von Rubus fruticosus, Solanum nigrum u. s. w.

Der Wandbeleg aus Protoplasma hindert bei Einbringung von Schnitten aus Pflanzentheilen mit gefärbten Säften in Wasser den Austritt des Farbstoffes in das Wasser während längerer Zeit, in manchen Fällen über 24 Stunden. Wird der protoplasmatische Inhalt solcher Zellen durch Zuckerlsöung zusammengezogen (§ 5), so tritt durch den Wandbeleg aus Protoplasma nur farblose Flüssigkeit aus, und die Intensität der Färbung der Vacuolenflüssigkeit nimmt mit der Abnahme ihres Volumens zu. Bringt man eine farblose Zelle in gefärbte Zuckerlösung, so dringt bei Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhaltes gefärbte Flüssigkeit in den Raum zwischen der Innenfläche der Zellhaut und jenem, der farblos bleibt.[2]) Frische Schnitte aus zuckerhaltigen lebendigen Pflanzentheilen lassen nach Einbringen in Wasser zunächst keinen Zucker austreten. Durch Aufbrechen geöffnete frische Pfirsiche, Pflaumen oder Orangen geben nach halbstündigem Verweilen in ein wenig Wasser demselben noch keinen merklich süssen Geschmack. (Mit weicheren Früchten gelingt der Versuch nicht, da bei der Zerstückelung derselben beträchtliche Quetschungen der Gewebe unvermeidlich sind.) Erst nach Verlauf mehrerer Stunden wird das Wasser süss. Die mikroskopische Untersuchung zeigt dann den protoplasmatischen Inhalt der zuckerreichen Zellen, der zuvor eine zusammenhängende Auskleidung der Innenwände darstellte, geschrumpft und stellenweise zerrissen.

Die Widerstandsfähigkeit gegen in Wasser gelöste Stoffe besitzt das Protoplasma nur im unveränderten, lebendigen Zustande. Sie wird aufgehoben durch alle die Schädlichkeiten, welche den Vegetationsprocess überhaupt vernichten: durch längeres Verweilen unter abnormen Verhältnissen, wie in Zuckerlösung oder in Wasser, in zu hoher oder zu niederer Temperatur, durch Einwirkung von

1) Vgl. Graham in Philos. Transact. 1861, 1803, Ann. d. Chemie u. Physik. 1862, p. 121.
2) Nägeli in Nägeli u. Cramer: Pflanzenphysiol. Unters., 1, p. 5.

Giften, durch Zerreissung oder Quetschung. Das durch solche Schädlichkeiten veränderte Protoplasma nimmt, gleich allen nicht organisirten porösen Körpern, Farbstoffe aus ihren Lösungen gierig auf und lässt farbige Lösungen mit Leichtigkeit diffundiren.

Bei längerer Dauer (10—48 Stunden) des Liegens von Zellen mit farbigem Safte oder mit Zuckergehalt in Wasser tritt der Farbstoff oder der Zucker in die umgebende Flüssigkeit. Ebenso tritt farbige Flüssigkeit durch den Wandbeleg des mittelst Zuckerlösung contrahirten farbigen Zellinhalts nach längerer, vielstündiger Einwirkung. Wirkt mit der Zuckerlösung gleichzeitig Salzsäure ein, so erfolgt der Austritt von Farbstoff schon nach wenigen Minuten.[1]) Quetschungen, Verletzungen durch Nadelstiche, Erwärmung der Zellen bis nahe an die Siedehitze, Gefrieren und Wiederaufthauen derselben haben den gleichen Erfolg. In allen diesen Fällen erhält das Protoplasma einen intensiveren Farbenton als die von ihm durchgelassene Flüssigkeit: eine allgemeine Eigenschaft poröser Körper.

§ 4.
Vacuolenbildung.

Das Protoplasma lebendiger Pflanzentheile besitzt einen hohen Grad von Imbibitionsfähigkeit für Wasser, dessen es unter entsprechender Volumenzunahme beträchtliche, je nach den specifischen Eigenthümlichkeiten verschiedene Mengen aufzunehmen vermag. Diese Imbibitionsfähigkeit ist indessen begrenzt. Ueberschreitet die Wasseraufnahme ein bestimmtes Maass, so wird wässerige Flüssigkeit, eine Lösung der löslichsten Gemengtheile des Protoplasma, im Innern der Protoplasmamasse in Tropfen ausgeschieden, welche als scharfbegrenzte sphäroidische Blasenräume, V a c u o l e n oder intracellulare Räume, innerhalb der zähen flüssigen Masse erscheinen. Bei dauerndem Zutritt von Wasser unter Verhältnissen, in denen eine Protoplasmamasse ihr Volumen ungehindert vergrössern kann, nimmt die Vacuole an Grösse stetig zu, indem sie, durch die sie umschliessende Protoplasmaschicht hindurch, Wasser endosmotisch an sich zieht. Die Umhüllung aus Protoplasma wird dabei gedehnt und immer dünner. Diese Abnahme der Mächtigkeit pflegt am stärksten in einem bestimmten Punkte zu sein, von dem aus die Protoplasmaschicht bis zu dem, der dünnsten Stelle gegenüberliegenden Maximum allmälig zunimmt. Der von der anschwellenden Vacuole auf die Protoplasmahülle sichtlich geübte Druck macht endlich an der dünnsten Stelle derselben die Continuität der Substanz aufhören. Das Protoplasma weicht hier auseinander, und die wässerige Inhaltsflüssigkeit der Vacuole mengt sich mit dem umgebenden Wasser.

Auch in den protoplasmatischen Inhalt von Hohlräumen mit für Wasser durchdringbaren Wänden, von Zellen mit festen, relativ starren Häuten tritt die Vacuolenbildung regelmässig dann ein, wenn der Innenraum der Zellen durch Wachsthum oder Dehnung der Wandungen bis zu dem Grade vergrössert wird, dass das Protoplasma des Inhalts bei homogener Continuität ihn nicht mehr zu füllen vermag; dass die von der Erweiterung des Zellraums gestattete Volumenzunahme des Protoplasma durch Wasseraufnahme jene Stufe des Wassergehalts überschreitet, auf welcher die Ausscheidung wässeriger Flüssigkeit im Innern

1) Nägeli, a. a. O., p. 6, 5.

des Protoplasma anhebt. Durch die nunmehr eintretende Bildung einer Vacuole, die bestrebt ist, an Umfang zuzunehmen, wird das Protoplasma gegen die Innenfläche der Zellhaut gedrückt. Fortan stellt es als Wandbeleg der Zelle sich dar; als eine die Innenseite der Zellmembran überziehende, zusammenhängende Schicht.

In langgestreckten, von Protoplasma erfüllten Zellen, oder in besonders umfangreichen Protoplasmamassen treten bei Beginn der Vacuolenbildung gewöhnlich mehrere, zunächst kugelige Vacuolen gleichzeitig auf, die bei fortschreitender Volumenzunahme dünne Platten von Protoplasma zwischen sich lassen, oder unter Umständen auch später zu einer einzigen grossen Vacuole zusammentreten.

Die Entstehung und Ausbildung von Vacuolen ist direct zu beobachten an allen (von der grösseren Dichtigkeit der peripherischen Schicht abgesehen) homogenen Protoplasmamassen, welche in Wasser gelangen: beispielsweise an den aus absichtlich verwundeten Zellen von Vaucheria, Chara oder Nitella, oder aus befruchteten Embryosäcken von Leguminosen herausgedrückten; am protoplasmatischen, scharf begrenzten Inhalte der Sporenmutterzellen von Phascum, Pottia und Encalypta; an Samenfäden von Characeen, von Pellia, Farrnkräutern und Equiseten, die nach längerer Dauer der Bewegung in Wasser zur Ruhe gekommen, oder durch Zusatz von Ammoniaklösung bewegungslos gemacht worden sind; an jüngeren Chlorophyllkörpern (diese sind eine directe Umbildung eines Theiles des Protoplasma, vgl. Abschn. III). Die Zunahme des Umfangs bereits vorhandener Vacuolen infolge fortgesetzter Wasseraufnahme, und die endlich dadurch herbeigeführte Sprengung der Hautschicht des Protoplasma tritt hervor bei allen in reines Wasser gebrachten Primordialzellen, mit Ausnahme solcher, die bestimmt oder doch befähigt sind, in Wasser zu leben. Bei solchen, namentlich den Schwärmsporen von Algen und Pilzen, bedarf es der vorgängigen Zerstörung der eigenartigen Organisation der Hautschicht durch beginnende Eintrocknung oder durch leichte Quetschung, oder plötzlich bis etwa 50° C. gesteigerte Wärme, oder durch Entziehung des Zutritts von Sauerstoff, um das Phänomen einzuleiten.

Die der Beobachtung zugänglichen Thatsachen gestatten, die Vacuolenbildung sich so vorzustellen, dass bei fortgesetzter ungehinderter Aufnahme von Wasser die Differenzen der Dichtigkeit der innersten Masse und der zunächst ihr angrenzenden peripherischen Schicht das Protoplasma so weit sich steigert, dass eine Trennung des Zusammenhanges, eine Sonderung der löslicheren, mit Wasser am raschesten aufquellenden Bestandtheile des Protoplasma von den minder quellungsfähigen, grössere Dichtigkeit länger bewahrenden eintritt. Jene ersteren, als unter gleichen Umständen die wasserhaltigsten und mindest dichten, mussten von vornherein in der dichteren pheripherischen Schicht der Protoplasmamasse minder reichlich vertreten sein. Wenn ihre Verbindung mit vielem Wasser aus der innigen Mengung mit der übrigen Substanz des Protoplasma austritt, so wird die Ausscheidung der wässerigen Flüssigkeit am Orte ihrer Einlagerung, also im Innern der Protoplasmamasse stattfinden müssen. Nach erfolgter Sonderung wirkt der wässerige Inhalt der Vacuole auf das ihn begrenzende Protoplasma ähnlich, wie die Aussenflüssigkeit auf die Oberfläche eines freien Protoplasmaballens. Es bildet sich auch an der Innenfläche des die Vacuole einschliessenden Protoplasmas eine hautähnliche, dichtere Schicht. Da das Protoplasma für Wasser permeabel ist, so vermag die Inhaltsflüssigkeit der Vacuolen, durch die sie einhüllende Lage von Protoplasma hindurch, Wasser endosmotisch an sich zu ziehen; dadurch ihr Volumen zu vergrössern und die Hüllschicht aus Protoplasma auszudehnen; endlich bis zu einem Grade, welchem der Zusammenhang dieser letzteren nicht mehr widersteht. In geschlossenen Zellen mit fester Zellhaut ist der maasslosen Ausdehnung der Vacuolen ein Ziel gesetzt. Die Vacuole vermag nur die peripherische Schicht von Protoplasma dicht an die Zellhaut zu drängen, aber unter gewöhnlichen Umständen weder diese zu sprengen, noch einen Theil des Protoplasma durch die Wand hindurch zu drücken. Ihr Ausdehnungsstreben setzt sich in Spannung um. Auch den die

Vacuolen einschliessenden Schichten aus dichterem Protoplasma wohnt zweifellos ein selbstständiges Ausdehnungsstreben inne, eine ihm eigen gehörige, von dem Drucke der eingeschlossenen Vacuolen unabhängige, auf Wasseraufnahme beruhende Volumenvermehrung. Aber die an freischwimmenden Protoplasmamassen leicht zu beobachtenden Erscheinungen beweisen, dass dieses Streben von dem gleichen der Vacuolen weit überwogen und bald überholt wird.

Das gleichzeitige Auftreten mehrer sphärischer Vacuolen in langgestreckten oder sehr grossen Protoplasmamassen darf als ein Ausdruck der allgemeinen Eigenschaft der Flüssigkeiten angesehen werden, ihre Tropfen genau kugelig zu gestalten in allen Fällen, in denen sie dem Einfluss fremder Kräfte nicht unterworfen sind.

§ 5.

Wasserimbibition des Protoplasma.

Eine Protoplasmamasse, welcher künstlich Wasser zugeführt, oder welcher durch Behandlung mit wässerigen Lösungen leichtlöslicher Substanzen in angemessener Concentration) Wasser entzogen wird, vergrössert oder verkleinert ihr Volumen; in beiden Fällen ihre Gestalt der Kugelform annähernd, dafern die Freiheit von der Berührung mit festen Körpern ihr dies gestattet. Die Volumendifferenzen sind mässig bei homogenem, keine Vacuolen einschliessenden Protoplasma; sehr beträchtlich bei solchem, welches Vacuolen einschliesst. Vergrösserung und Verkleinerung der Protoplasmamasse beruhen in letzterem Falle weit vorwiegend auf Zu- und Abnahme des Umfangs der Vacuolen.

Die Volumenverminderung, welche jede in Protoplasma eingeschlossene Vacuole bei Wasserentziehung erfährt, bedingt eine Verminderung des Druckes, welche die Vacuolenflüssigkeit auf das umgebende Protoplasma übt. Es folgt daraus, in Verbindung mit der gleichzeitigen, aber geringeren Wasserabgabe des Protoplasma selbst, eine Verkleinerung des Volumens desselben; bei in Zellen eingeschlossenem Protoplasma der Rückzug des protoplasmatischen Wandbelegs von der Zellhaut, die Zusammenziehung des gesammten protoplasmatischen Inhalts. Die Form der contrahirten Inhaltsmassen, bei verschiedenartiger Dehnbarkeit einzelner Stellen des peripherischen Wandbelegs zu Anfang der Zusammenziehung zunächst durch dieses Verhältniss bestimmt (§ 17), wird bei längerer Dauer der Wasserentziehung regelmässig zu der eines Rotationssphäroids. Durch Wiederzufuhr reinen Wassers kann die Zusammenziehung wieder ausgeglichen, die ursprüngliche Form und Lagerung des protoplasmatischen Inhalts der Zelle wieder hergestellt werden, vorausgesetzt, dass die Wasserentziehung in einer Weise geschehe, welche nicht unverzüglich verändernd und störend auf den Vegetationsprocess einwirke.

Den extremsten mir vorgekommenen Fall der Volumenänderung nicht vacuolenhaltiger Protoplasmamassen bei Wasseraufnahme oder Abgabe zeigte mir der Zelleninhalt von Pollenmutterzellen von Passiflora coerulea, alata und andern Arten der Gattung. In etwas abgewelkten Antheren findet man häufig den protoplasmatischen Inhalt der ellipsoidischen Zellhöhlung zu einer Kugel contrahirt, deren Durchmesser kleiner ist, als die kleine Achse des Ellipsoids. Die Maasse der grossen, der kleinen Achse, des Zellraums und des Durchmessers der protoplasmatischen Inhaltskugel verhielten sich beispielsweise = 9 : 6 : 5. Bei Wasserzusatz dehnte sich die Kugel aus, die Zellhöhle völlig wieder ausfüllend. Sie vermehrte also ihren cubischen

Inhalt um das 2,592fache. Die kugeligen Pollenmutterzellen von Pinus Larix, im Februar in Wasser gebracht, lassen die Zellhaut stärker aufquellen, als den protoplasmatischen Zelleninhalt, der dann als Kugel frei im grösser gewordenen Zellraume schwebt. Bei Behandlung solcher Zellen mit gesättigter Lösung von kohlensaurem Ammoniak sinkt der Durchmesser der Kugeln aus Protoplasma bis auf annähernd $^5/_7$. Weit beträchtlicher ist die Volumenänderung vacuolenhaltiger Protoplasmamassen. Der Inhalt einer cylindrischen Zelle eines Oedogonium oder einer Spirogyra z. B., deren Längsdurchmesser das Dreifache des Querdurchmessers beträgt, kann durch Behandlung mit Lösung von Zucker oder kohlensaurem Ammoniak zu einer Kugel contrahirt werden, deren Diameter noch etwas hinter dem Querdurchmesser der Zelle zurücksteht. Die Oberfläche verkleinert sich auf fast $^1/_4$, das Volumen auf beinahe $^1/_8$.

Werden lebenskräftige Zellen, die innerhalb eines protoplasmatischen Wandbelegs eine grössere Vacuole enthalten, mit Lösungen angemessener Concentration solcher Stoffe behandelt, die keinen unmittelbar schädlichen Einfluss auf die Formgestaltung des Protoplasma üben, wie z. B. Rohr- oder Traubenzucker, kohlensaures Ammoniak, salpetersaures Kali, so erfolgt ganz allgemein die Contraction des Zelleninhalts zu einem sphäroidischen, frei im Zellraume lagernden Körper, der bei Aussüssen des Präparats mit Wasser sich wieder zum früheren Umfange ausdehnt und der Zellhaut auf allen Punkten dicht anliegt. Bisweilen genügt eine sehr mässige Steigerung der Concentration der wässerigen Lösungen, mit welchen die Zellen unter normalen Verhältnissen in Berührung stehn. So erscheint, wie schon oben erwähnt, der protoplasmatische Inhalt frisch der Anthere entnommener Pollenmutterzellen von Passiflora coerulea, alata u. a. Arten der Gattung häufig innerhalb der ellipsoidischen Zellhöhlung zu einer weit kleineren Kugel zusammengezogen, wenn die Pflanzen etwas trocken gestanden hatten, oder abgeschnittene Blüthenknospen eine kurze Zeit lang abgewelkt waren. [1]) Die gleiche Erscheinung wurde an den in Theilung begriffenen Pollenmutterzellen von Hemerocallis flava und von Iris pumila beobachtet. [2]) Lässt man in kräftiger Vegetation begriffene Zellen von Spirogyra, Oedogonium, Closterium auf dem Objectträger unbedeckt in einem Tröpfchen Brunnenwassers liegen, so zieht sich, wenn durch Verdunstung des Wassers die Concentration der Lösung der in demselben enthaltenen Salze steigt, der protoplasmatische Inhalt der Zellen zu einem (bei Spirogyra [bisweilen, doch öfters nicht] stark, bei Closterium seicht im Aequator der Zelle eingeschnürten) Sphäroid zusammen. [3]) In Blättern von Jungermannien, [4]) in Staubfadenhaaren von Tradescantia virginica erfolgt die bei Wasserzutritt sich ausgleichende Zusammenziehung des Inhalts einzelner Zellen bisweilen durch mässige Austrocknung. Nach längerer mehrstündiger Einwirkung der wasserentziehenden Flüssigkeit, sowie bei sehr hoher Concentration derselben verliert der contrahirte protoplasmatische Inhalt die Fähigkeit zur Wiederausdehnung in Wasser. Die dauernde, nicht ausgleichbare Zusammenziehung tritt gleichfalls ein, wenn die wasserentziehende Lösung gerinnungerregend oder lösend auf die eiweissartigen Substanzen des Protoplasma einwirkt, wie Alkohol, Salzsäure u. s. w.

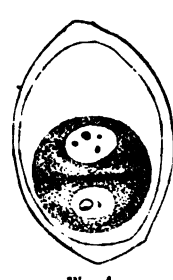


Fig. 1.

Fig. 1. Pollenmutterzelle der Passiflora coerulea, nach Bildung zweier secundärer Zellenkerne und einer Körnerplatte zwischen ihnen (§ 13), aus einer Anthere einer etwas abgewelkten Knospe genommen und in der Inhaltsflüssigkeit des Antherenfaches untersucht. Die Concentration dieser Flüssigkeit ist durch die Verdunstung gesteigert, der protoplasmatische Inhalt dadurch contrahirt, er liegt, kugelförmig, frei im Innenraume der Zelle in wässeriger Flüssigkeit. Auf Zusatz reinen Wassers dehnt er sich unter den Augen des Beobachters zum vollen Umfange der Zelle wieder aus.

1) Hofmeister, in Bot. Ztg. 1848, p. 650. — 2) Abhandl. sächs. G. d. Wiss. math. phys. Cl. V. p. 637. — 3) Cohn in N. A. A. C. L. v. 24. I, 229; p. 177. — Mohl, in Bot. Ztg. 1844, p. 292.

§ 6.

Veränderung des Imbibitionsvermögens durch äussere Einflüsse.

Das Protoplasma theilt mit den übrigen Colloidsubstanzen die Eigenschaft der Aenderung seines Gehaltes an imbibirtem Wasser und seiner Imbibitionsfähigkeit auf relativ geringfügige, wenig kräftige äussere Einwirkungen.[1] Das Protoplasma gerinnt leicht. Insbesondere ist es der Einfluss der gesteigerten Zufuhr reinen Wassers auf Protoplasma nicht in Wasser lebender Zellen, in dessen Folge eine Gerinnung, eine Ausstossung des im Protoplasma enthaltenen Wassers und die Umgestaltung des Protoplasma zu einem Körper geringeren Volumens und grösserer Dichtigkeit eintritt. Durch Zusatz von Lösungen einiger Salze angemessener Concentration kann die Gerinnung auf längere Zeit verhindert, in einigen Fällen selbst die bereits eingetretene aufgehoben und ein dem früheren ähnlicher Aggregatzustand des Protoplasma wieder hergestellt werden.

Derartige Gerinnungserscheinungen des Protoplasma lassen sich am leichtesten an jüngeren Zellenkernen (vergl. § 18) beobachten, welche hüllenlose, kugelige Massen sehr eiweissreichen Protoplasmas sind. »Die Zellkerne junger Gewebe, welche, ehe die störende Einwirkung der Endosmose begann, als Bläschen mit sehr verdünntem, homogenem, farblosem Inhalte sich zeigten, ziehen sich zusammen, werden durch Gerinnung ihres Schleimes dichter und färben sich gelblich.«[2] Am anschaulichsten treten die Erscheinungen der Gerinnung an den Keimen vieler Sporen- und Pollenmutterzellen hervor, deren den Kern umgebender Zellinhalt so zähe flüssig ist, dass er während der Gerinnung des Kerns seine Lage behält, so dass nach der Gerinnung der coagulirte Klumpen der Substanz des Kerns in einem mit wässeriger Flüssigkeit erfüllten Hohlraume liegt, wie z. B. in den Sporenmutterzellen von Equisetum, in den Pollenmutterzellen von Tradescantia, Pinus,[3] in den zur Sporenbildung sich vorbereitenden Sporenmutterzellen von Psilotum triquetrum. Zusatz von diluirter Lösung von salpetersaurem Kali, kohlensaurem Ammoniak hindern das Eintreten der Gerinnung. Die Behandlung mit kohlensaurem Natron oder mit sehr verdünnter Kalilauge macht die geronnene Substanz der Zellkerne (von Pinus Larix, sylvestris) wieder aufschwellen, so dass die Zelle so ziemlich ihr ursprüngliches Aussehen wieder erhält.

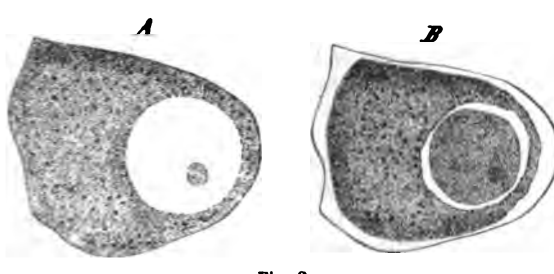


Fig. 2.

Bei längerem Verweilen protoplasmatischer Gewebe von Landpflanzen in Wasser erfolgt die Gerinnung des protoplasmatischen Wandbelegs derselben; das Zusammensinken des Protoplasma auf einen kleineren Raum, das Faltigwerden der Aussen-

Fig. 2. Pollenmutterzelle von Pinus Abies L., Mitte März vor der Blüthe aus dem Antherenfache genommen. *A* frisch; *B* nach 2 Minute langem Liegen in Wasser. Die Substanz des Kerns ist geronnen; die Membran, tangential aufquellend, hat sich vom Inhalt abgehoben.

1) »Eine der charakteristischen Eigenschaften der Colloidsubstanzen ist ihre Veränderlichkeit.... Eine Aeusserung dieser Eigenschaft ist die, wie es scheint, allen flüssigen Colloidsubstanzen zukommende pectöse Modification, wie sie, ausser bei den organischen derartigen Stoffen, z. B. auch bei der wässerigen Lösung des Kieselsäurehydrats beobachtet wird.« (Graham a. a. O.) — 2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, 1844, p. 61. — 3) Hofmeister, in Bot. Ztg. 1848, p. 425 ff., vgl. Unters.. 1851, p. 98.

fläche (die eben durch die Faltenbildung zu erkennen giebt, dass sie aus dem halbflüssigen in einen festeren Zustand überging); begleitet von einer Zunahme des Lichtbrechungsvermögens. Es genügt, grosszellige in lebhafter Vegetation begriffene Pflanzentheile etwa 24 Stunden unter Wasser zu halten, um diese Erscheinungen in allen Zellen beobachten zu können. — Ebenso verhalten sich die Zellen untergetauchter lebender Wasserpflanzen bei längerem Verweilen in luftleerem oder luftarmem Wasser. Bei den grosszelligen Spirogyren treten jene Veränderungen des protoplasmatischen Wandbelegs schon dann ein, wenn sie etwa fünf Stunden lang, vor Druck geschützt, unter dem Deckglase liegen.

Alle Schädlichkeiten, welche die Vegetation überhaupt stören, äussern auf den protoplasmatischen Wandbeleg lebendiger Zellen eine Einwirkung nach der nämlichen Richtung hin. Der protoplasmatische Inhalt der Haarzellen von Cucurbitaceen, der Fadenzellen von Spirogyra, Oedogonium, der Gliederzellen junger, aus einer Zellreihe bestehender Proembryonen von Gagea lutea, Funkia coerulea, Stellaria media u. v. A. sinkt rasch innerhalb der Zellhöhle zu einem faltigen Schlauch zusammen, wenn dem Objecte Wasser zugesetzt wird, das eine Spur von freiem Iod in Lösung enthält. Ebenso wirkt Erwärmung auf etwa 50° C., mechanischer Druck u. s. w.

Die peripherische Schicht des Protoplasma, die in der ersten Zeit der Contraction desselben durch mässig concentrirte Lösungen indifferenter Stoffe homogen und glasartig durchsichtig ist, erhält bei allzulange dauernder Einwirkung oder zu hoher Concentration derselben, sowie bei Behandlung mit Iodwasser, Säuren und mit Alkohol körnige Beschaffenheit. Die Zellen grosser Spirogyren, wie Sp. nitida und Heerii, lassen nach längerem Liegen in Zuckerlösung der hyalinen Hauptmasse der Hautschicht eingelagerte, sehr kleine punctförmige Massen bedeutend stärkeren Lichtbrechungsvermögens deutlich einzeln erkennen, die in ungefähr gleichen und den eigenen Durchmesser etwas übertreffenden Entfernungen durch die ganze Hautschicht vertheilt sind. Nach künstlicher Contraction durch Zuckerlösung oder Lösung von kohlensaurem Ammoniak solchen Zelleninhaltes, dessen Protoplasma zum Wandbeleg angeordnet, eine grosse centrale Vacuole, einen Intracellularraum umschliesst, nimmt bei längerer Einwirkung der Lösung die Flüssigkeit der Vacuole durch Endosmose an Masse zu und treibt stellenweise die sie umhüllende Schicht von Protoplasma zu hernienähnlichen, von einem Theile der Intracellularflüssigkeit erfüllten Ausstülpungen auf, die endlich von der Hauptmasse des contrahirten Inhalts sich abschnüren, und dann frei in den Raum zwischen der Innenwand, der Zelle und der von dieser zurückgezogenen Hautschicht des Inhalts liegen (vgl. § 12). Es ist einleuchtend, dass die Dehnbarkeit der die Vacuole umschliessenden Protoplasmaschicht durch das längere Verweilen in Zuckerlösung gesteigert wird. Die Vacuolenflüssigkeit vermag jetzt den Widerstand zu überwinden, den in der ersten Zeit der Contraction die Protoplasmaschicht ihr mit Erfolg entgegensetzte.

Verletzung oder Quetschung lebender Zellen bewirkt ebenfalls eine Zusammenziehung des Inhalts. Es genügt, eine jüngere Zelle von Nitella mit der Spitze einer stumpfen Nadel leicht zu drücken, so leicht, dass die Zellhaut keine Knickung und keinen bleibenden Eindruck erhält, um den sofortigen und raschen Rückzug des protoplasmatischen Wandbelegs von der Zellhaut zu veranlassen. Knickung der Gliederzellen von Fäden von grösseren Spirogyren und Oedogonien hat die nämliche Wirkung. Werden Zellen von Spirogyra gequetscht, so contrahirt sich der Inhalt und zieht sich von der Wand zurück, aber nur langsam. [1])

In absterbenden oder abgestorbenen Zellen findet man den protoplasmatischen Inhalt stets auf einen hinter dem Volumen der Zelle weit zurückbleibenden Raum zusammengezogen. So ganz allgemein bei Algenzellen, die während der Cultur im Zimmer infolge von Lichtmangel, Fäulniss des Wassers und ähnlichen Schädlichkeiten absterben. Ferner in gefroren gewesenen Fäden der verschiedensten Fadenalgen nach raschem Wiederaufthauen, in den Zellen des Fruchtfleisches ven Phytolacca decandra, des gestreckten inneren Parenchyms der Blätter von Tradescantia virginica, des Rindenparenchyms junger Wurzeln der Calla aethiopica unter

1) Nägeli in Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. I, p. 18.

gleichen Verhältnissen. Auch in gekochten saftreichen Pflanzentheilen ist der protoplasmatische Inhalt meist contrahirt. Diese Contraction tritt zwar in Fäden der Spirogyra nitida bei rascher Erwärmung zur Siedehitze nicht ein. Nach dem Kochen derselben auf dem Objectträger liegt der Inhalt der Zellen den Innenwänden prall an. Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen bewirkt dann aber keine Zusammenziehung desselben mehr. Aus zerschnittenen Zellen fliesst er nicht aus. Es ist eine vollständige Gerinnung eingetreten, aber keine Verminderung der Flächenausdehnung. Ebensolche Spirogyra-Fäden zeigen nach längerer Erwärmung auf 60° C. eine Contraction des Inhalts sämmtlicher Zellen. — Der durch Verletzung oder Quetschung, durch Erfrieren oder durch Hitze contrahirte Zelleninhalt kann ebensowenig als der durch Säuren, Alkohol, durch concentrirte oder durch langes Verweilen in minder concentrirter Zuckerlösung zusammengezogene, durch irgend ein bekanntes Mittel wieder zur Expansion gebracht werden.

Die Contraction des Protoplasma, als eines flüssigen (wenn auch zähe flüssigen), also in verschwindend geringem Grade compressiblen Körpers kann nur durch Substanzverlust geschehen. Die verlorengehende Substanz kann keine andere sein, als ein Theil des Imbibitionswassers des Protoplasma. Denn es zeigt sich bei der mikroskopischen Beobachtung des in der Zusammenziehung begriffenen Inhalts in wässriger Flüssigkeit liegender Zellen, dass aus der Aussenfläche des sein Volumen verringernden Protoplasmas kein Stoff austritt, der von der Flüssigkeit ausserhalb verschieden wäre, und es genügt nach Contraction durch langsame Wasserentziehung, reichlicher Wasserzusatz zur Herstellung des früheren Volumens des Protoplasma. Auch bei der Zusammenziehung durch Druck gelten dieselben Erwägungen. Auch erfolgt sie, während ihres Verlaufes unter dem Mikroskop beobachtet, ohne dass ein vom umgebenden Wasser verschiedener Stoff ausgeschieden würde. Und sie gleicht sich bei längerem Verweilen der geknickten Zelle von Nitella in Wasser wieder aus, dafern der mechanische Eingriff nicht allzurauh war.

Diejenigen äusseren Einflüsse, welche die dauernde, in keiner Weise wieder aufzuhebende Contraction des Protoplasma verursachen, üben eine schädliche Wirkung auch auf den Lebensprocess der Pflanze überhaupt. Insbesondere ändern sie, zwar nur selten auffallend, die Form und das Volumen, wohl aber stets die molekulare Constitution der Zellhaut. Die Behandlung von Zellen mit gesättigter Zuckerlösung, mit verdünntem Alkohol; längere Zeit andauerndes Liegen in verdünnter Zuckerlösung, fortgesetztes Kochen, Erfrieren vernichten mehr oder minder rasch den Turgor der Zellhaut. Der Verlust dieses Turgors ist verbunden mit einer Aenderung der Capacität der Zellhaut für Wasser. Die von jenen Schädlichkeiten getroffene Zellhaut vermag nicht mehr in ihrer Substanz die Menge Wasser fest zu halten, welche sie vorher enthielt (vgl. § 36). Dieselbe Aenderung der Fähigkeit zur Wasseraufnahme tritt bei der Gerinnung überhaupt, z. B. der des Eiweisses ein; einem Vorgange, der ebenfalls durch die meisten der Mittel hervorgerufen wird, welche die bleibende Contraction des Protoplasma bewirken. [1]) Aus allem diesem folgt der Schluss, dass die Contractionen des Protoplasma, während deren ihm kein Wasser endosmotisch entzogen wird, durch

1) Bekanntlich findet sich in frisch gesottenen Eiern eine nicht unbeträchtliche Menge Wassers in der Höhlung eines der Enden. Dieses Wasser wird auch dann aus dem flüssigen Eiweisse bei dem Gerinnen ausgeschieden, wenn dieses durch trockene Hitze (im Luftbade) zu Wege gebracht wird.

eine Verminderung der Fähigkeit des Protoplasma zur Wasseraufnahme, durch eine Verringerung seiner Capacität für Wasser vor sich gehen. Das Protoplasma vermag, nachdem jene Einflüsse auf dasselbe wirkten, nicht die ganze Masse des bis dahin aufgenommenen Imbibitionswassers in sich zurückzuhalten. Es stösst einen Theil desselben aus; und infolge dieses Substanzverlustes verringert es sein Volumen.

§ 7.

Spontane periodische Aenderungen des Imbibitionsvermögens des Protoplasma.

Aenderungen der Capacität für Wasser treten im Protoplasma lebender Pflanzen auch spontan ein; ohne nachweisbare Einwirkung äusserer Einflüsse, unter sich gleich bleibenden Verhältnissen der Pflanze. So bei der Bildung der sogenannten contractilen Vacuolen. Im Protoplasma einfach organisirter Gewächse, namentlich in dem, mit dem Vermögen selbstständiger Ortsveränderung begabten, aus der Zellhaut ausschlüpfenden protoplasmatischen Zelleninhalte vieler Algen und Pilze finden sich kleine, kugelige Hohlräume, erfüllt von schwach lichtbrechender Flüssigkeit, welche in kurzen, rhythmisch auf einanderfolgenden Perioden allmälig an Grösse zunehmen, um dann rasch und plötzlich zu verschwinden, und nach einiger Zeit zunächst als kleine Hohlräume wieder aufzutreten, die aufs Neue wachsen, nach Erreichung eines Maximum von Volumen wieder plötzlich unsichtbar werden, und so die Abwechselung von Auftauchen im Protoplasma, Wachsen und Verschwinden in stetiger Folge wiederholen.

Die contractilen Vacuolen kommen in Schwärmsporen niederer Gewächse aus den mannichfaltigsten Formenkreisen vor: ja eine dicht unter der Anheftungsstelle der beweglichen Wimpern bei Cystopus candidus und cubicus,[1] bei den Myxomyceten als einzige derartige Hohlräume im Protoplasma, sowohl in den rasch beweglichen aus den Sporen schlüpfenden Schwärmern, als in den langsamer den Ort verändernden Myxamoeben, zu denen diese Schwärmer sich umwandeln;[2] in Mehrzahl dagegen in den, aus dem Verschmelzen mehrerer solcher Myxamoeben entstandenen Plasmodien.[3] Bei Volvocinen sind sie der, eine grosse, in gewöhnlicher Weise sich verhaltende Vacuole umhüllenden Schicht aus Protoplasma eingelagert, bei Gonium pectorale in Zweizahl oder Dreizahl.[4] Die gleiche Lagerung hat die einzige contractile Vacuole der Palmellacee Apiocystis minor, welche ihre Pulsationen auch dann noch fortsetzt, wenn die Schwärmspore zur Ruhe gelangt ist.[5]

Aus dem geringen Grade lichtbrechender Kraft des Inhalts der contractilen Vacuole, welcher bei genauer Einstellung des (chromatisch untercorrigirten) Mikroskops auf den grössten Querdurchschnitt der Vacuole in der röthlichen Färbung desselben innerhalb des bläulich erscheinenden Protoplasmas sich zu erkennen giebt, verglichen mit dem gleichartigen optischen Verhalten der grossen, nachweislich von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Vacuolen geht der relativ grosse Wassergehalt der contractilen Hohlräume mit Bestimmtheit hervor. Das Auftauchen der contractilen Vacuole kann nicht anders aufgefasst werden, als das der gemeinen: als die Ausscheidung nach Innen aus dem Protoplasma eines Tropfen Wassers, welches einen Theil

1) de Bary, Berichte naturf. Ges. zu Freiburg, 1860, 8. — 2) de Bary in Siebold und Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool., X, p. 155. — 3) Cienkowski in Pringsheim's Jahrb. IV, p. 420 ff. — 4) Cohn in N. A. A. C. L. N. C., 24, 1, 193. Die contractilen Vacuolen sind bei Volvox globator und bei Gonium pectorale bereits von Ehrenberg erkannt, und als Samenbläschen gedeutet worden (Ehrenberg, Die Infus. als vollk. Organismen, pp. 55, 64). — 5) G. Fresenius in Abhandl. Senckenberg. Gesellsch. II, p. 238.

der löslichsten Bestandtheile des Protoplasma gelöst enthält; — das allmälige Anwachsen, als theils beruhend auf der Fortsetzung dieser Ausscheidung, theils auf endosmotischer Aufnahme weiteren Wassers durch die Inhaltsflüssigkeit der contractilen Vacuole. Das plötzliche Verschwinden der Vacuole erklärt sich dann durch eine reissend schnell eintretende Steigerung der Imbibitionsfähigkeit für Wasser des die Vacuole zunächst umschliessenden Protoplasma. Dieses verschluckt mit einem Male die in der Vacuole enthaltene Flüssigkeit, und dehnt dabei sich aus, den von der Vacuole bis dahin eingenommenen Raum ausfüllend. Die Steigerung der Capacität des die contractile Vacuole enthaltenden Protoplasma ist aber eine vorübergehende. Mit ihrem Sinken tritt die Vacuole im Innern des Protoplasma wieder auf.

Die Zeitfrist zwischen je zweien Pulsationen der Vacuole (von einem Verschwinden derselben bis zum nächsten) ist bei der nämlichen Vacuole innerhalb kürzerer Zeiträume (einiger Stunden) gleich; für die Vacuolen verschiedener Individuen derselben Art aber zwischen der ein- und dreifachen Dauer schwankend. Am raschesten folgen die Perioden des Verschwindens einander bei Volvocinen (bei Gonium pectorale im Maximum in Fristen von 10 zu 10 Secunden)[1]), am langsamsten bei Myxomyceten.

Die in Zwei- oder Dreizahl innerhalb derselben Zelle von Gonium pectorale vorhandenen contractilen Vacuolen zeigen in dem Auftreten, Anwachsen und Verschwinden unter sich eine regelmässige Abwechselung. In zur Ruhe gelangten Familien »sieht man in jeder Gonidienzelle zwei Vacuolen, nicht weit von einander, doch ohne sichtbaren Zusammenhang, beide gleich gross und gleich hell. Allmählich verfinstert sich die eine von beiden (*a*) und wird undeutlicher, als sei ihr Inhalt in seiner lichtbrechenden Kraft nicht mehr so verschieden von dem grünen Inhalt der Zelle, als früher. Mit einem Male sieht man den Umfang der Vacuole *a* sich zusammenziehen, wie die Oeffnung eines Beutels, der rasch zugeschnürt wird. Die Vacuole *a* ist nun völlig verschwunden; die Vacuole *b* dagegen ist unverändert, gross und wasserhell. Nach kurzer Zeit tritt genau an demselben Punct, wo *a* verschwunden war, ein lichter Raum auf, der von Secunde zu Secunde grösser wird; endlich genau wie früher die Gestalt eines scharf begrenzten Hohlraums annimmt; nun sieht man wieder beide Vacuolen in gleicher Stärke neben einander (*a* und *b*). Bald darauf beginnt die bisher unveränderte Vacuole *b* sich zu verdunkeln und zusammenzuziehen. Mit einem Male verschwindet sie; dann ist blos *a* sichtbar«, und so fort. Das wechselnde Spiel des Verschwindens und Wiedererscheinens der beiden Vacuolen lässt sich halbe Stunden lang verfolgen. Die Zeit, welche zwischen der Zusammenziehung der Vacuole *a* und *b*, oder *b* und *a* verstreicht, ist für die nämliche Zelle gleich, für verschiedene aber schwankend zwischen 10 und 28 Secunden.[2])

Periodische Aenderungen des Volumens zeigen ferner die kugeligen Vacuolen in den Enden von Closterium und Docidium, welche in Tanzbewegung begriffene Krystalle[3]) enthalten. Eine sehr bedeutende Verkleinerung dieser Vacuolen ist sichtbar, wenn das bewegliche Protoplasma in ihrer Nähe sich anhäuft; sie dehnen sich wieder aus, wenn diese Protoplasma-Anhäufung sich durch Rückkehr eines Theiles ihrer Masse nach der Mitte der Zelle vermindert.[4])

Ein Unterschied des Wassergehalts verschiedener Stellen der peripherischen Schicht einer Protoplasmamasse giebt sich in der örtlich verschiedenartigen Dehnbarkeit dieser Schicht zu erkennen, die bei der künstlichen Contraction protoplasmatischen Zelleninhaltes durch wasserentziehende Mittel in dem stellenweis längeren Anhaften dieser Schicht an der Innenfläche der Zellhaut hervortritt. Bei Zusatz langsam wirkender Lösungen, z. B. einer verdünnten Zuckerlösung, zu dem Wasser, in welchem lebendige grössere Zellen, etwa von Fadenalgen, Vaucheria, Oedogonium, Cladophora etc., von Charen, aus saftreichem Paren-

1) Cohn a. a. O. — 2) Cohn in N. A. A. C. L. 24, 1, p. 198. — 3) Höchst wahrscheinlich gypskrystalle; de Bary, Unters. über die Conjugaten, Lpz. 1858, p. 48. — 4) de Bary a. a. O. p. 39.

chym von Gefässpflanzen sich befinden, löset sich zunächst die oberflächliche Schicht des sich zusammenziehenden protoplasmatischen Inhaltes nur stellenweise von der Innenseite der Zellhaut; an anderen, grösseren Stellen bleibt sie ihr anhaften, so dass die contrahirte Inhaltsmasse eine mehrfach ausgebuchtete Form erhält. Bei längerer (und durch Verdunstung eines Theiles des Wassers der Lösung sich verstärkender) Einwirkung der die Contraction hervorrufenden Ursache geht die unregelmässige Form der zusammengezogenen protoplasmatischen Inhaltsmasse durch allmähliche Einziehung und Abrundung ihrer Vorsprünge in die sphäroidische über, vorausgesetzt, dass die Stoffe der wasserentziehenden Lösung nicht allzurasch auf die chemische Zusammensetzung des Protoplasma einwirken.

Die von der Zellhaut zuerst zurückweichenden Stellen grösster Dehnbarkeit der peripherischen Schicht des Zelleninhaltes sind selbstverständlich die wasserhaltigsten Partieen dieser Schicht.

Wird nach erfolgter theilweiser Zusammenziehung des Inhalts derselbe durch reichlichen Wasserzusatz zur Wiederausdehnung gebracht, und darauf sofort aufs Neue durch Zuckerlösung contrahirt, so zeigt sich sehr häufig, dass die peripherische Schicht desselben nicht genau in denselben Punkten der Zellenhaut anhaftet, wie bei der kurz zuvor erfolgten Contraction. Die Stellen grösster Dehnbarkeit und grössten Wassergehalts dieser Schicht haben innerhalb einer kurzen Frist den Ort gewechselt: ein weiteres Beispiel spontaner Aenderungen der Capacität für Wasser in einzelnen Theilen einer Protoplasmamasse.

Eine verwandte Erscheinung ist das Ausziehen einzelner, der Zellwand anhaftender Stellen der Aussenfläche des protoplasmatischen Zelleninhalts zu langen, dünnen Strahlen, welche bei mehreren Volvocinen eintritt, indem die Zellmembran in Richtung der Flächen stärker wächst, als jener Zelleninhalt an Volumen zunimmt. Die strahlenförmigen Stränge aus Protoplasma durchziehen einen mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Raum zwischen der Aussenfläche der Protoplasmamasse und der Innenfläche der Zellhaut. Häufig werden sie in die Hauptmasse des Inhalts eingezogen.

Diese strahlenförmigen Anhängsel der Aussenschicht des Zellinhalts sind bei Volvox globator bereits von Ehrenberg dargestellt. [1]) Als Fortsätze der peripherischen Schicht des Protoplasma sind sie durch Cohn bei Chlamidococcus pluvialis erkannt worden. [2]) Sie finden sich hier sehr regelmässig bei den Schwärmsporen an den natürlichen Standorten des Pflänzchens, während sie bei der Zimmercultur eingezogen zu werden pflegen. Aehnliche Fortsätze an beiden Polen der einzelnen langgestreckten protoplasmatischen Zelleninhaltsmassen zeigt Stephanosphaera. [3]) Bei Volvox und Chlamidococcus bestehen sie meist aus farblosem Protoplasma, dem nur ausnahmsweise Chlorophyllkörper, in seltensten Fällen auch contractile Vacuolen eingebettet sind. [4]) Bei Stephanosphaera sind nun die letzten Enden der, oft weitverzweigten, Fortsätze farblos; an der Bildung ihrer, der Hauptmasse des protoplasmatischen Zelleninhaltes näheren Theile nimmt die durch eingelagertes Chlorophyll gefärbte Partie desselben Theil.

Die Stellen grösster Dehnbarkeit und grössten Wassergehalts der Aussenfläche von Protoplasmamassen sind in Zellen der nämlichen Art innerhalb weiter Grenzen verschiedenartig. Die Orte des Haftens von Partieen des protoplasma-

1) Die Infus. als vollst. Org., p. 49. — 2) N. A. A. C. L. N. C. 22, 2, p. 659. — 3) Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zool., IV (1853). Tf. 6, f. 2, 4—7. — 4) Beobachtet bei Volvox durch Busk, in Transact. microsc. soc. 1852, p. 35.

tischen Inhalts von Zellen an deren Innenwänden zeigen in vielzelligem Parenchym, z. B. in den einzelnen Zellen die verschiedenartigste Anordnung (ein Umstand, der auf periodische, in den verschiedenen Zellen zu verschiedenen Zeiten eintretende Aenderungen der Dehnbarkeit hinweiset). Allgemein verbreitet ist indess die Erscheinung, dass in Zellen, die vorwiegend nach einer gegebenen Richtung hin ausgedehnt sind, die Ablösung des protoplasmatischen Inhalts früher von den längeren, als von den kürzeren Wänden beginnt.

Der Rückzug des protoplasmatischen Inhalts von der Zellwand hebt an, bei allmäliger und langsamer Einwirkung der wasserentziehenden Lösung, an einer oder mehreren relativ kleinen, runden Stellen, so dass zwischen Zellhaut und Inhalt linsenförmige, mit wässeriger Flüssigkeit erfüllte Räume sich bilden, die bei weiterem Zurückweichen des Inhalts von der Wand, und bei theilweiser oder gänzlicher Einziehung der zwischen ihnen verlaufenden Vorsprünge des Inhalts in die sich abrundende allgemeine Masse desselben zu einer mantelförmigen Flüssigkeitsschicht zusammenfliessen. So in den Parenchymzellen der Stängel von Tradescantia virginica, der Blüthenschäfte von Richardia aethiopica Kth., der fast reifen Früchte von Phytolacca decandra, der Blätter von Vallisneria spiralis u. s. w., in den Zellen der Blumenblatthaare von Hibiscus Trionum.

In langgestreckten derartigen Zellen von Tradescantia, Richardia, Vallisneria geben zugleich gute Beispiele für den frühen Eintritt des Rückzugs des Zelleninhalts von den langen, den späten von den kurzen Wänden der Zelle. Nicht minder deutlich tritt bei Fadenalgen mit gestreckten Zellen das Zurückweichen des sich contrahirenden Inhalts früher an den Seitenflächen, weit später an den Endflächen ein; so bei Spirogyra, Cladophora, Draparnaldia, Oedogonium.[1]) Bei den Oedogonien löset sich der Zelleninhalt regelmässig zuerst in der Mittelgegend einer Seitenfläche von der Wand an einer kreisförmigen oder elliptischen Stelle, und zwar meist in sämmtlichen Zellen eines Fadens an der nämlichen Seite. An den Endflächen bleibt er, bei allen diesen Fadenalgen, zunächst in breiter Ausdehnung noch haften, von denen er erst bei weiterer Einwirkung der wasserentziehenden Lösung sich zurückzieht. Dabei geschieht es bisweilen bei Cladophora, sehr selten bei Oedogonium und den Zygnemaceen, dass einzelne kleine Stellen der bis dahin an der Endfläche haftenden Fläche auch ferner ihr adhäriren, und bei weiterer Contraction der Inhaltsmasse zu fädlichen Fortsätzen ausgezogen werden. Ein derartiges Anhaften an den Seitenflächen der Zellen kommt nur äusserst selten vor.[2]) An den dünnsten (gemeinhin im Mittelpunkte gelegenen) Stellen der Endflächen haftet der contrahirte Inhalt der etwas gestreckten Zellen von Florideen.[3]) Beschaffenheit und Concentration der zur Zusammenziehung des Zelleninhaltes angewendeten Lösungen sind von erheblichem Einfluss auf den Verlauf dieser Erscheinungen. Der Zusatz von Lösungen kohlensaurer Alkalien, namentlich kohlensauren Ammoniaks, bewirkt auch da eine gleichmässige Ablösung des Inhaltes von der Zellhaut, wo die Lösungen anderer indifferenter Stoffe, z. B. von Zucker, bei vorsichtigster Anwendung in grosser Verdünnung, ein stellenweises Haftenbleiben der Hautschicht an der Wand hervorrufen. So bei inhaltsarmen Zellen von Oedogonien. Je concentrirter, bis zu einem gewissen Grade, über den hinaus eine störende Einwirkung auf die Organisation des Protoplasma erfolgt (S. 11), eine und dieselbe Lösung verwendet wird, um so gleichmässiger zieht sich der Inhalt von der Wand zurück.

Auf der, durch ungleichen Gehalt an Wasser bedingten verschiedenartigen Dehnbarkeit einzelner Stellen der peripherischen Schicht von Protoplasmamassen beruht es, dass bei künstlicher Zusammenziehung des Inhalts sehr langgestreckter Zellen dieser zu mehreren sphäroidischen Massen sich zusammenballt, die beim Beginn der Zusammenziehung durch eingeschnürte Stellen des protoplasmatischen

1) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. I, p. 5. — 2) Vgl. Pringsheim, Bau der Pflanzenzelle Tf. 3, fig. 15, 17, 19. — 3) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. I, p. 4.

Zelleninhalts, weiterhin durch dünne Verbindungsstränge, Fortsetzungen der peripherischen, hautähnlichen Schicht desselben in Verbindung stehen, und endlich vollständig von einander sich trennen.

Der Hergang vollzieht sich in der Weise, dass die Contraction des Inhalts zwischen je zwei solchen in Sonderung von einander begriffenen Ballen am raschesten vor sich geht. Die umfangreicheren Massen erscheinen zunächst durch einen dünneren Isthmus verbunden. Je weiter die einander zugekehrten Enden der mehr und mehr sich abrundenden Massen auseinander rücken, um so schmäler wird dieser Isthmus: sowohl durch mechanische Auseinanderziehung, als auch durch Uebertritt eines Theiles seiner Substanz in die Protoplasmaballen, welche er verbindet. Endlich führt nur noch ein dünner, fadenförmiger Strang aus Substanz, welche sichtlich mit derjenigen der Hautschicht beider Massen übereinstimmt, von der einen zu der anderen. Auch dieser Strang reisst schliesslich und auch seine Substanz fliesst in die sphäroidischen Massen über, denen er anhaftete. Läge nun dieser Isthmus, und der dünne Strang, in den er weiterhin sich verwandelt, stets in der Achse der Zelle; — verbände er stets die Pole, die am meisten einander genäherten Puncte der sich abrundenden Protoplasmamassen, so wäre der Vorgang der Abtrennung eines von einer Flüssigkeitsmasse sich sondernden Tropfens zu vergleichen, und er liesse sich ohne Weiteres aus bekannten Gesetzen der Hydrostatik erklären. So sind die Verhältnisse aber nicht immer. Bisweilen, allerdings nur in der Minderzahl der Fälle, haftet der Verbindungsstrang der sich trennenden Protoplasmamassen an Punkten, die weit ausserhalb der Längsachse der Zelle, und von den einander zugekehrten Polen der sphäroidischen Massen ziemlich weit entfernt liegen.[1]) Für diese Thatsachen giebt es nur eine Erklärung: die peripherische Schicht des protoplasmatischen Zelleninhalts muss an verschiedenen Stellen von verschiedener Dehnbarkeit sein, und zwar an denjenigen, wo sie sich zu den die einzelnen Ballen verbindenden Strängen und Fäden auszieht, von grösster. — Folgerechter Weise muss dieser Schluss auch auf das Verhältniss der Aussenfläche des protoplasmatischen Zelleninhalts zur Innenwand der Zelle übertragen werden. Bis zum Erweis des Gegentheils muss der Grund des stellenweisen Anhaftens des sich contrahirenden Inhalts an der Wand der Zelle in der, an den Haftstellen kleinsten und in deren Nachbarschaft grössten Dehnbarkeit der Aussenfläche gesucht werden, nicht in Ungleichheiten der Adhäsion der Aussenfläche des Protoplasma an die Zellwand. Auch lässt sich durch diese Annahme die stellenweis ungleiche Adhäsion dieser an jene genügend erklären.[2]) Da bei fortgesetzter Einwirkung wasserentziehender

---

1) Man vergleiche in der von Pringsheim auf T. III. f. 18 seiner Schrift: »Unters. über Bau und Bild. d. Pflanzenzelle« gegebene Abbildung von Riccia fluitans, die Darstellung der zweituntersten Zelle. Aehnliche Fälle kommen häufig in mit Zuckerlösung behandelten Blattzellen der Vallisneria spiralis vor. Sie sind insofern noch eclatanter als der eben erwähnte, als der Verbindungsstrang nicht der Innenwand der Zellhaut anliegt, sondern, wenn auch ihr nahe, und meist (nicht immer) ihr parallel, doch getrennt von ihr verlauft. An einem irgend grösseren Präparate kann man mit Sicherheit auf den Eintritt der Erscheinung rechnen. Eine Andeutung des Eintritts eines solchen Verhältnisses findet sich in der untersten Zelle der Fig. 21 derselben Tafel Pringsheim's.

2) Zu dem nämlichen Schlusse gelangte Nägeli (a. a. O. p. 4), zum Theil aber von falschen Prämissen. Er giebt an, dass bei den Pollenkörnern von Campanula der Inhalt an den Wandflächen zwischen den Poren der Exine haften bleibe, nur unterhalb jeder Pore von der Wand sich zurückziehe, und legt darauf besonderes Gewicht. Diese Angabe ist irrig. Der Inhalt völlig reifer Pollenkörner von Campanula lässt sich (gleich dem der meisten reifen Pollenzellen) durch wasserentziehende Mittel nicht zur Contraction bringen. Wohl aber wird durch Anwendung solcher Lösungen die halbkugelig nach dem Innenraume des Korns vorspringende Ansammlung von halbfester Membransubstanz deutlicher sichtbar, welche unterhalb jeder Pore sich findet. Schacht hat dies Verhältniss ganz richtig erkannt und abgebildet (Pringsheim's Jahrb. II, 130, Tf. 16, f. 1, 2). Es wird sehr klar anschaulich, wenn man Pollenkörner unter dem Mikroskope durch gelinde Quetschung zerdrückt (starker Druck würde die Membranstoffanhäufung breit quetschen) und dann Chlorzinkjod zusetzt. Eine durch Aufquellen der nur halbfesten Schicht von Zellstoff

Lösungen die Gestalt des contrahirten Inhalts in die sphäroïdische übergeht, so muss weiter geschlossen werden, dass bei solcher Einwirkung die Ungleichheiten der Dehnbarkeit der peripherischen Schicht des Protoplasma sich allmälig ausgleichen.

§ 8.
Bewegungen des Protoplasma.

Im Protoplasma lebender Pflanzen werden häufig Bewegungserscheinungen beobachtet: Ortsveränderungen der dem Protoplasma eingelagerten Körnchen sowohl, wie auch Gestaltsveränderungen der zähe-flüssigen Masse des Protoplasma selbst. Am energischesten und anschaulichsten treten diese Bewegungen an den Plasmodien der Myxomyceten hervor; hüllenlosen Protoplasma-Anhäufungen, entstanden durch die Verschmelzung mehrerer oder vieler, aus den Fortpflanzungszellen dieser Pilze ausgeschlüpften protoplasmatischen Inhaltsmassen von Zellen, von specifisch verschiedener, während der lebhaftesten Orts- und Gestaltveränderung des Protoplasma im Allgemeinen von dendritisch verzweigter Gestalt; oft von beträchtlicher Grösse; — die von Didymium Serpula, Stemonitis fusca und oblonga bedecken nicht selten eine Fläche von mehreren Quadratcentimetern. Der Bewegungen sind zweierlei: rasche Strömungen verschiedener Richtung in band- oder strangförmigen Parthieen des Protoplasma, und langsamere Gestaltänderungen der ganzen Protoplasmamasse[1]). Jede der rasch strömenden Bewegungen eines Theiles des Protoplasma ist eine vorübergehende, nie eine stetig andauernde. Beim Eintritt einer solchen Strömung in einer, unmittelbar zuvor ruhenden Parthie des Plasmodium erkennt man an geeigneten Objecten (unter den von mir beobachteten am Bequemsten an Plasmodien eines Physarum, Didymium Serpula und Didymium leucopus, demnächst an solchen von Aethalium septicum), dass die strömende Bewegung in der Masse des Protoplasma nach rückwärts um sich greift, dass Theile des Protoplasma in die Strömung hinein gezogen werden, welche den von der Bewegung bereits ergriffenen in einer, der Strömungsrichtung genau entgegengesetzten Richtung angränzen. So setzt sich eine strang- oder bandförmige, kürzere oder längere, schmälere oder breitere, oft sehr schmale Parthie des Protoplasma in rasch sich beschleunigende Bewegung nach dem Punkte hin, an welchem die Ortsveränderung begann. In der Achse der Strömungsbahn ist die Bewegung am raschesten, nach den Gränzen derselben hin langsamer. Die Strömung verzweigt sich häufig nach rückwärts, einem aus mehreren Quellenbächen entstehenden Flusse

---

der Intine bewirkte Zusammendrängung des Inhalts ist hier mit einer Contraction desselben verwechselt. An den Verdickungsstellen unterhalb der Poren der Exine ist die Intine am stärksten aufgequollen, hat den Inhalt am weitesten zurück gedrängt.

1) Die Aenderungen der allgemeinen Gestalt der Plasmodien der Myxomyceten sind seit längerer Zeit bekannt (vgl. Fries, Syst. mycol. 3, 1833, 70). Die Körnchenströmung wurde von de Bary aufgefunden (Siebold und Kölliker Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 121 ff.) eine Entdeckung, welche der wesentlichste Fortschritt unserer Kenntniss der Protoplasmabewegung ist. Sie wurde weiter verfolgt von Cienkowski (Pringsheims Jahrb. 3, p. 400) und von de Bary selbst (die Mycetozoen, Lpz. 1864, p. 35 ff.); in Bezug auf die Verhältnisse des Protoplasma zu äussern Einwirkungen durch Kühne (das Protoplasma, Lpz. 1864). Die nachstehende Schilderung beruht durchgehends auf eigenen, die der genannten Forscher wiederholenden Beobachtungen.

vergleichbar. Liegt der Ort des ersten Auftretens der Strömung nicht an der äussersten Extremität einer schmalen Verzweigung des Plasmodium, sondern am Rande einer grossen Ausbreitung desselben oder mitten in einer solchen, so bilden sich in der Regel mehrere, von verschiedenen Richtungen kommende Strömungen nach diesem Orte hin. Alle diese Ströme verlaufen in den grösseren Anhäufungen von Protoplasma zwischen ruhenden Massen ihnen gleichartiger Substanz, von denen sie durch keinerlei wahrnehmbare Organisation abgegränzt sind. Nicht selten wird ein Theil dieses seitlich angränzenden ruhenden Protoplasma in die Strömung hinein gezogen. Nicht selten verlangsamt sich die Bewegung eines peripherischen Theils der strömenden Masse bis zum Stillstande, und dieser Theil tritt aus der Bewegung heraus, dem ruhenden Protoplasma sich anschliessend. Die Strömung wird gespeist, indem immer weiter von dem Ziele derselben abgelegene Theile des Protoplasma in sie eintreten. Am Zielpunkt der Strömungen häuft sich die Substanz des Protoplasma, eine Protuberanz über die bisherige Fläche bildend; von den Endpunkten der Strömung fliesst sie hinweg. Während der Strömung verändert der Zielpunkt bisweilen seinen Ort um ein Geringes; es kann diese Ortsänderung sowohl in Richtung der Strömung, als in ihr entgegengesetzter, als auch in von ihr divergirender erfolgen. —Nach kürzerer oder längerer, in keinem beobachteten Falle 5 Minuten übersteigender Dauer der Strömung in einer gegebenen Richtung verlangsamt sie sehr rasch, und steht dann still. Bald tritt dann eine Strömung in anderer Richtung ein; in der Regel eine genau entgegengesetzte, welche von dem bisherigen Zielpunkte fern entstehend, allmälig bis zu diesem zurück greift, und das hier aufgesammelte Protoplasma grossentheils zu der Stelle zurück befördert, von der es kam. Die Rückströmung folgt im Grossen und Ganzen den nämlichen, nicht scharf begränzten Bahnen, wie die erste Strömung.

Nach bestimmten Richtungen hin überwiegt, während längerer Zeiträume und während mehrerer Hin- und Herströmungen, die Wanderung der Masse des dauernd seinen Platz verlassenden Protoplasmas. Es fliesst nach diesen bevorzugten Richtungen hin ein grösseres Quantum als während der Rückströmungen zurückfliesst. So verändert die ganze Masse des beweglichen Protoplasmas allmälig den Ort und die Gestalt. In jedem irgend grösseren Plasmodium treten mehrere, fächerartig divergirende solche Richtungen auf, so dass das Plasmodium sich baumartig verzweigt; meist vielfach wiederholt verzweigt. Die Verzweigungen liegen bei dünnflüssigen Plasmodien in der Ebene der Unterlage, auf welcher hin dasselbe kriecht, so bei Didymium, Physarum und jüngeren Zuständen der Plasmodien von Aethalium. Sie breiten sich auf dieser Unterlage flach aus. Wo die eine seitliche Auszweigung eine andere berührt, da verschmelzen beide. Die so entstehenden zahlreichen Anastomosen stellen an Plasmodien, die in schmalen Strömen vorrücken, ein Netz mit vielen und weiten Maschen dar; so vielverzweigte Plasmodien von Aethalium septicum (Fig. 3). Plasmodien, die in breiten Massen wandern, bilden nur selten ähnliche Maschen durch das Anastomosiren seitlicher Auszweigungen. Ihre Ränder sind an den Seiten, nach denen hin die dauernde Ortsveränderung vorzugsweise erfolgt, nur unregelmässig gelappt und eingekerbt; eine Gestaltung, die darauf beruht, dass in die neu eingeschlagenen Wanderungsrichtungen das Protoplasma in so grosser Masse einströmt, dass einander nahe angränzende in der Bildung begriffene Auszwei-

gungen auf weite Strecken hin mit einander verschmelzen. Dagegen bilden sich bei solchen Plasmodien häufig Unterbrechungen der Continuität der Masse, Löcher innerhalb der Ausbreitung des Protoplasma, dadurch dass von bestimmten Stellen im Innern desselben die Substanz rascher nach einer oder mehreren

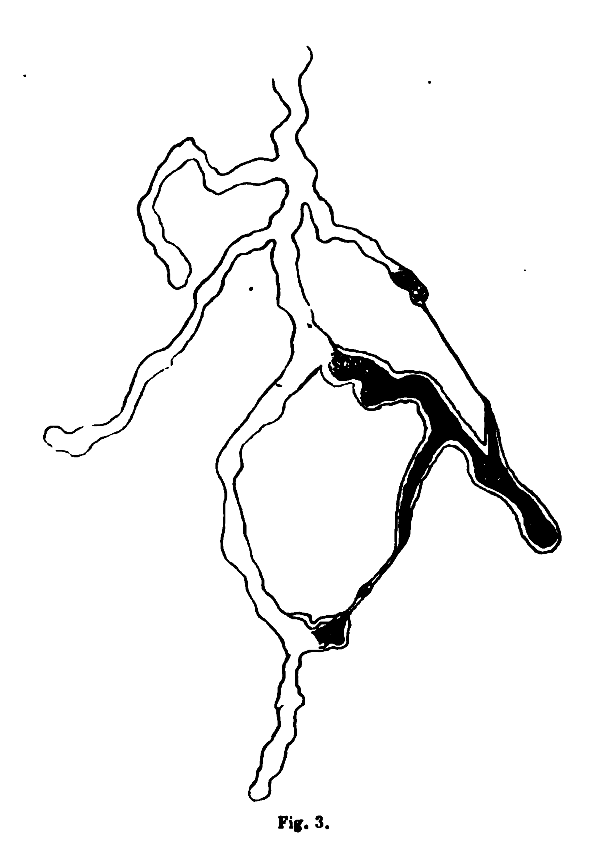


Fig. 3.

Richtungen hinweg wandert, als nach anderen. So an sehr beweglichen Plasmodien von Didymium Serpula (Fig. 4).

Bei zäheren, minder dünnflüssigen Plasmodien streben die neuen Auszweigungen auch aufwärts, nach allen Richtungen des Raumes. So bei Stemonitis fusca und oblonga schon frühe. Die einzelnen Auszweigungen endigen als Kegel von ziemlicher Steilheit, so dass diese Plasmodien als dicke, kissenförmige, mit dicht

Fig. 3. Stück eines kleinen Plasmodium von Aethalium septicum, welches während mehrstündigen Liegens im Dunkeln von einem Stückchen Gerberlohe auf eine untergelegte nasse Glasplatte übergetreten war und auf dieser in vielfachen Verzweigungen sich ausgebreitet hatte, 100fach vergr. Nur in einem Theile der Zeichnung ist der Unterschied zwischen körniger Innensubstanz und hyaliner Hautschicht ausgeführt, im Uebrigen sind nur die äusseren Umrisse des Plasmodium gegeben. Zwei Schleifen des Netzes sind hier in der Auflösung ihrer Umgränzung nach aussen begriffen. — Der gekrümmte Ast des Plasmodium links oben trat 6 Minuten nach Anfertigung der Zeichnung mit dem Aste zunächst unter ihm zu einer neuen Masche des Netzes zusammen.

gedrängten kurzen Spitzen besetzte Massen aus weisslicher opalisirender Substanz sich darstellen. Eine ähnliche Aufrichtung der stumpf endenden Ausbrei-



Fig. 4.

tungen tritt bei Aethalium septicum und mehreren anderen Myxomyceten bei Herannahen des Erstarrens des Plasmodium zum Fruchtkörper ein. — Form und Richtung der Auszweigungen, somit der ganze Habitus der Plasmodien werden augenscheinlich beeinflusst durch die Schwerkraft, deren Zuge die Substanz um so leichter passiv folgt, je dünnflüssiger sie ist; — und durch das Licht. Dünnflüssige Plasmodien bewegen sich vorzugsweise nach der Seite stärkster Be-

Fig. 4. Ein sehr kleines Plasmodium von Didymium Serpula, das aus einem Sclerotienstück auf einer feuchten Glasplatte sich entwickelt hatte, 30fach vergr. Die Schattirung drückt die Anhäufung des strömenden Protoplasma in der Richtung senkrecht zur Unterlage aus. Die dunkelsten Stellen sind die dicksten. Die Pfeile deuten einen Theil der in einem gegebenen Augenblick beobachteten mannichfaltigen Strömungsrichtungen an. — Mit dem unteren Ende der linearen Verlängerung des Plasmodium rechts unten sass dasselbe einem Stück nicht in Bewegung übergegangenen Sclerotiums auf. Während der Beobachtung entleerte sich dieser Strang seiner rasch fliessenden körnigen inneren Substanz, und darauf wurde, binnen drei Minuten, auch die hyaline Hautschicht in die grosse flache Ausbreitung des Plasmodium eingezogen.

leuchtung hin (wenigstens auf bestimmten Entwickelungszuständen). Im Dunkeln werden zahlreichere und längere neue Auszweigungen rascher gebildet, als im Lichte. Dieser letztere Unterschied tritt besonders auffällig an Aethalium septicum vor, dessen im Lichte entwickelte Plasmodien kurze, gedrungene, dicke (in Bezug auf die Unterlage) Aeste haben, während die im Finstern ausgebildeten aus langen, schmalen, dünnen Auszweigungen bestehen. Auch die Färbung beider ist verschieden, intensiv gelb bei jenen; grüngelb, und nach langem Verweilen im Dunkel weisslich bei diesen.

Bei grosser Divergenz der Richtungen und grosser Intensität des Strebens zur Anhäufung der Substanz an die Endpunkte von Verzweigungen erfolgt eine Trennung des Plasmodium in mehrere gesonderte Massen: so ganz regelmässig beim Herannahen der Bildung eingekapselter Ruhezustände (siehe S. 2); bei Stemonitis auch kurz vor Eintritt der Fruchtbildung.

Je lebhafter die dauernde Ortsveränderung eines Plasmodium ist, um so weniger tritt eine Sonderung seines Protoplasma in eine Hüllschicht und eine innere körnchenreiche Masse hervor. An den fortrückenden Rändern dünnflüssiger Plasmodien von Didymium ist sie nur noch in der glatten Umgränzung der Masse zu erkennen. An langsam wandernden Plasmodien dagegen ist die Hautschicht sehr deutlich eine dicke, membranähnliche Lage glasartig durchsichtiger, durch weit grössere Festigkeit und stärkeres Lichtbrechungsvermögen von der rasch strömenden Innenmasse weit verschiedener Substanz. An dünnen Plasmodiensträngen von besonderer Starrheit ist die Hautschicht gegen die Innenmasse scharf, mit ebener Fläche abgegränzt. Beide Beschaffenheiten der Aussenfläche können neben einander, durch allmälige Uebergänge vermittelt, am nämlichen Plasmodium vorkommen (Fig. 4). In dünnen, relativ starren Plasmodiumsträngen ist die ganze innere Masse in der Strömung veränderlicher Richtung, hier also in Hin- und Herströmen begriffen, während die Hautschicht vergleichungsweise ruht. Es kommt dabei nicht selten vor — an schlanken Auszweigungen der Plasmodien von Aethalium septicum z. B., — dass die Hautschicht eines solchen Stranges zeitweilig von der strömenden körnigen Masse völlig entleert wird und als zusammensinkende Röhre zurück bleibt, deren verkleinerter Innenraum mit Wasser sich füllt, das er aus der Umgebung einsaugt; — worauf dann mit dem Beginn der Rückströmung die körnige Innenmasse in die Röhre wieder eintritt, sie aufs Neue füllend. An minder beweglichen Stellen von Plasmodien geht sehr häufig eine dünne äusserste Lage der Hautschicht in einen dauernden Ruhezustand über. Sie erscheint dann als eine dünne, durch anklebende fremde Körperchen körnig aussehende Schicht zähen, das Licht schwach brechenden Schleimes, welche die stärker lichtbrechende Aussenfläche der ferner der Bewegung fähigen Hautschicht als ein lichter Saum umgiebt[1]). Verändert das Plasmodium den Ort, so bleibt diese Hülle auf der früheren Lagerstätte zurück, die Spur der früheren Lagerung zeichnend.

Der höchste Grad des Unterschieds der Beschaffenheit von Hautschicht und innerer Substanz tritt an den hinteren, bei dem Fortrücken der ganzen Masse des Protoplasma am Weitesten zurückbleibenden Strängen solcher Plasmodien von

1) Hülle der Plasmodien bei de Bary, Siebold u. Kölliker Ztschr. f. wiss. Zool. 10, p. 127; — die Mycetozoen, p. 51.

Aethalium septicum, Stemonitis fusca ein, welche beginnen sich zu Fruchtkörpern umzubilden. Je näher die Fruchtbildung heranrückt, um so starrer wird



Fig. 5.

die Hautschicht der Stränge, in denen das Protoplasma wandert. Es tritt ein Zeitpunkt ein, wo die röhrenförmigen Hüllen aus Hautschichtsubstanz von der körnigen Innenmasse dauernd sich entleeren, ohne dass ihre Substanz weiter wandert. Sie bleiben in collabirtem Zustande auf der Unterlage zurück, als durchscheinende, eintrocknende, Spinnweben ähnliche Fäden die Pfade bezeichnend, welche das wandernde Protoplasma ging. In der unmittelbarsten Nähe der Fruchtkörper der genannten Myxomyceten wird die Substanz der entleerten Hautschichtröhren selbst straff und elastisch; sie erhält alle wesentlichen Eigenschaften einer Zellmembran. — Die Differenz zwischen Hautschicht und Innenmasse ist in hohem Grade abhängig von der Natur des umgebenden Medium. Ein Plasmodium, wel-

Fig. 5. Plasmodium von Didymium Serpula, in seinem hinteren, dünnen, relativ starrem Theile von einer dicken Hautschicht umgränzt, die am ausgebreiteten vorderen Theile, gegen den vorzugsweise wandernden vorderen Rand hin, allmälig dünner wird, endlich fast verschwindet.

ches in feuchter Luft oder in einer dünnen Wasserschicht die schärfste Sonderung beider zeigt, wird in seiner Masse, selbst in vorlängst gebildeten Strängen gleichartiger, die Hüllschicht wird verschwindend dünn, die ganze Masse dünnflüssiger (so dass der Aussenseite der Hautschicht anhängende fremde Körperchen mit in die Bewegung hinein gerissen werden), wenn das Plasmodium mit einer verdünnten, etwa 1 pCt. Lösung von Zucker, oder von einem beliebigen Kali- oder Natronsalze benetzt wird[1]).

Wenn an höchst beweglichen Plasmodien mit äusserst dünner Hautschicht neue Auszweigungen gebildet werden, da erfolgt deren Hervortreten in breiten Massen, meist reissend schnell (Fig. 6). Eine zeitliche Differenz zwischen der Betheiligung der Hautschicht und der körnigen Masse an der Bildung der neuen Auszweigung ist dann nicht erkennbar. Um so deutlicher ist sie beim Hervorwachsen neuer Sprossungen aus Plasmodien oder Plasmodienstellen mit dickerer Hautschicht. Die neuen Auszweigungen der Protoplasmamasse treten dann auf als kleine, je nach den Artunterschieden der Myxomyceten schlanke oder dicke, spitze oder stumpfe Hervorragungen zunächst der hyalinen Hautschicht allein, die durch langsamen Eintritt weiterer Substanz der Hautschicht allmälig an Ausdehnung gewinnen. Sehr häufig erfolgt eine Rückbildung solcher Protuberanzen der Hautschicht, und zwar auf den verschiedensten Stufen ihrer Ausbildung. Ihre Substanz tritt in die Hautschicht der grossen Masse des Plasmodium wieder ein, und diese erhält an der Stelle der eingezogenen Sprossung den früheren glatten Umriss zurück. Die Hervorragungen[2]) sind schlank, am Ende zugerundet, bei minder beweglichen Plasmodien von Didymium und Physarum, minder schlank, aber spitzer und oft verzweigt bei Aethalium, kurz kegelförmig bei Stemonitis. In die weiter wachsenden Ausstülpungen der hyalinen Hautsubstanz tritt sehr allmälig auch

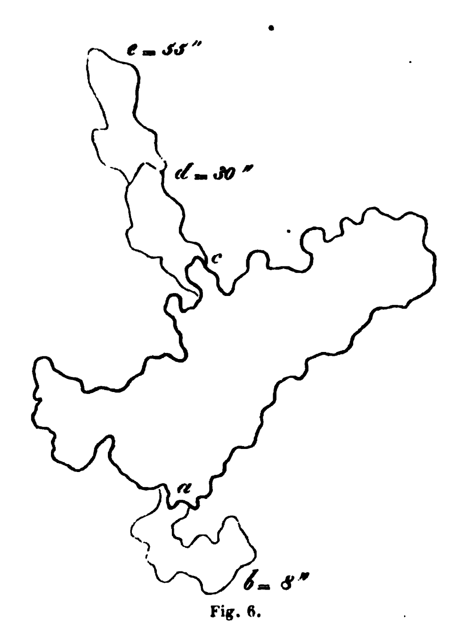


Fig. 6.

1) Kühne, Unters. üb. d. Protoplasma, Lpz. 1864. p. 84.

2) Nach Analogie mit den in ähnlicher Weise sich bildenden, als Fangarme functionirenden Protuberanzen der protoplasmatischen Körpersubstanz von Rhizopoden sind sie von mehreren Seiten Pseudopodien genannt worden. Die Anwendung dieses Ausdrucks auf pflanzliches Protoplasma scheint mir nicht angemessen.

Fig. 6. Umrisse eines Plasmodium von Didymium Serpula, welches in der reissend schnellen Bildung neuer Auszweigungen begriffen war, bei 10facher Vergrösserung. Die stärkern Umrisse geben die Gestalt des Plasmodium bei Beginn der Beobachtung an. Der Ast *a b* wurde binnen 8, der Ast *c e* in der Strecke von *c* bis *d* in 30, in der Strecke von *d* bis *e* in weiteren 25 Secunden gebildet.

die körnige Innenmasse ein. Das Wachsthum der neuen Sprossungen ist um so langsamer, je zäher und dicker die Hautschicht ist. Ich maass z. B. die Zunahme in der bevorzugtesten Richtung an einem kurz zuvor aus den Sclerotium hervorgegangenen Plasmodium von Didymium Serpula mit allseitiger ziemlich mächtiger aber wenig zäher Hautschicht

	in 5 Min.	= 2 Mm.	= 0,4	Mm. per Minute	
bei Physarum spec.	in 17 »	= 5 »	= 0,29	» »	»
» Stemonitis fusca	in 60 »	= 9 »	= 0,15	» »	»

Es besteht keine unmittelbare Beziehung zwischen der Gestalt- und Ortsveränderung des ganzen Plasmodium, und der Intensität der Strömungen veränderlicher Richtung seiner körnigen Innenmasse. Die äussere Form eines Plasmodium kann nahezu starr werden, während im Innern noch Hin- und Herströmungen erfolgen, mit nicht minderer Geschwindigkeit und in noch breiterer Strombahn, als in dem reich verzweigten, rasch die Form ändernden Plasmodium der nämlichen Art. Ich sah diese Erscheinung aufs Deutlichste in kugeligen Massen, zu denen sich das Protoplasma eines sehr beweglichen Plasmodium von Physarum spec. nach einigen Tagen geballt hatte. Während der äusserst energischen Vor- und Rückströmungen bandförmiger, unter der Hautschicht der kugeligen Massen gelegener Streifen der inneren Substanz änderte sich der kreisförmige Umriss der Ballen nicht im Mindesten. Später gingen diese Massen in Sclerotien, zellige eingekapselte Ruhezustände über.

Wie bei der Anlegung neuer Sprossungen von Plasmodien mit deutlicher Hautschicht es die Substanz der Hautschicht ist, welche vorerst allein die über die bisherige Aussenfläche tretende Hervorragung bildet, so fliesst auch bei Wiedereinziehung bisher bestandener Auszweigungen eines Plasmodium die körnige Innensubstanz früher in die Hauptmasse des Plasmodium zurück, als die Substanz der Hautschicht. Der Vorgang verlauft gemeinhin in der Art, dass die Hautschicht während des Uebertritts der von ihr eingeschlossenen körnigen Substanz in andere Theile des Plasmodium sich zusammenzieht, ihre Fläche verringernd, ihre Dicke stetig vermehrend. Endlich fliesst aus dem immer mehr und mehr sich verkürzenden Aste die körnige Innenmasse völlig ab. Es bleibt eine kurze, keulige Protuberanz aus Hautschichtsubstanz allein übrig, die sehr langsam dann in die Hautschicht des Hauptkörpers wieder eintritt (Figur 7 u. 8).

Bei besonders starker Ausbildung zeigt die Hautschicht öfters eine feinere Structur. Häufig tritt eine radiale, auf den Flächen senkrechte Streifung hervor, wenn das Mikroskop auf den optischen Durchschnitt derselben eingestellt wird: eine Streifung, die auf der Nebeneinanderlagerung stärker und schwächer lichtbrechender, dichterer und minder dichter, weniger und mehr Wasser haltender zur Fläche der Membran vertical gestellter Theilchen beruht. Seltener ist eine Zusammensetzung aus der Fläche der Hautschicht parallelen, abwechselnd stärker und schwächer lichtbrechenden Lamellen zu erkennen, doch kommt sie bisweilen neben jener radialen Streifung (Fig. 8) oder auch ohne dieselbe vor. Am Deutlichsten sah ich diese Verhältnisse an im Einziehen begriffenen dünnen Aesten von Plasmodien des Aethalium septicum[1]).

---

1) Aehnliche Erscheinungen beobachtete de Bary an im Einziehen begriffenen Plasmodienästen von Didymium Serpula und von Aethalium (die Mycetozoen, p. 16. Tf. 2, Fig. 16).

Die Bewegungen und die eigenthümliche Gestaltung des Protoplasma, der Myxomyceten wird durch eine Anzahl äusserer Einwirkungen aufgehoben; —



Fig. 8.

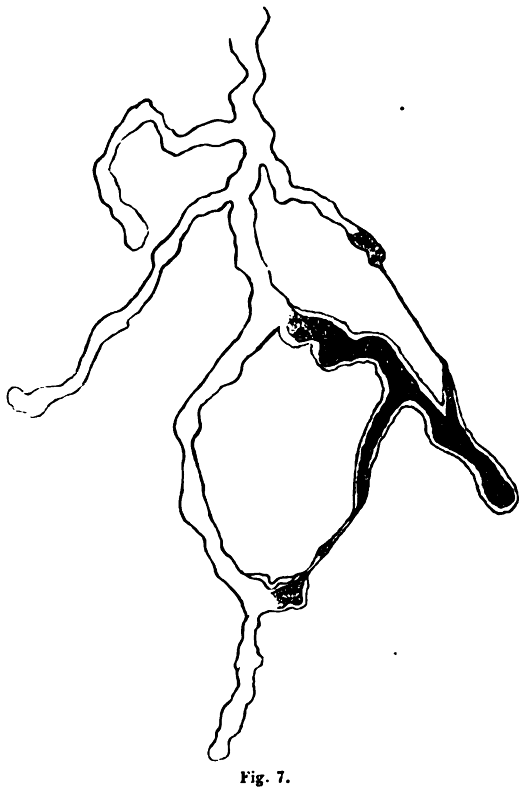


Fig. 7.

vorübergehend aufgehoben, dafern der störende Eingriff nicht allzu energisch war, insofern er ein bestimmtes Maass nicht überschritt. Erschütterung, Druck und Stoss, elektrische Schläge, plötzlicher und beträchtlicher Wechsel der Temperatur, rasche und bedeutende Aenderung der Concentration der die Plasmodien umgebenden wässerigen Flüssigkeit bewirken in gleichartiger Weise eine Umgestaltung des Plasmodium, die im Allgemeinen als eine Annäherung des Protoplasma im Ganzen oder von einzelnen Massen, in die es zerfällt, an die Kugelform sich darstellt. Die nach den bevorzugten Richtungen hin vorwiegend in die Länge entwickelten Massen aus geformtem Protoplasma werden kürzer und dicker, abgerundet, unter Umständen zur vollkommenen Kugelgestalt. Nach Aufhören einer solchen Einwirkung, die nicht so intensiv war, um die Organisation des Protoplasma völlig zu zerstören, tritt die eigenartige Gestaltung des Plasmodium wieder ein.

Fig. 7. Stück eines Plasmodium von Aethalium septicum. Zwei schleifenbildende Stränge desselben wieder eingezogen. Die körnige Substanz fliesst nach beiden Endpunkten hin ab; die Mittelstücken beider Stränge bestehen nur noch aus der Hautschicht.

Fig. 8. Optischer Durchschnitt eines im Einziehen begriffenen dünnen Astes eines grösseren Prothallium von Aethalium septicum; 200fach vgr. Die von der körnigen Innenmasse fast entleerte Hautschicht (welche späterhin in die Hauptmasse des Plasmodium überfloss) zeigt radiale Streifung und Schichtung parallel der Fläche. An der Hautschicht der angränzenden Hauptmasse eine Anzahl kleinerer, nur aus Substanz der Hautschicht bestehender Protuberanzen des Plasmodium.

Die Einwirkung von Erschütterung, Druck und Stoss lässt sich am Besten an den zähe flüssigen Plasmodien von Stemonitis fusca und oblonga veranschaulichen, der vergleichungsweisen Unempfindlichkeit derselben halber. Hebt man das, in seinen Umrissen einem gedrungen gewachsenen Sphaerococcus ähnliche Plasmodium etwa 16 bis 20 Stunden von der Bildung der Fruchtkörper von seiner Unterlage (feuchten Sägespähnen) mittelst eines Spatels ab, und legt man dasselbe unsanft auf eine, von einer Wasserschicht bedeckte Glas- oder Porzellanplatte, so fliesst die zierlich verästelte zähe Masse sofort zu einem rundlichen, an der Berührungsfläche mit der Unterlage stark abgeplatteten Ballen zusammen. Schon nach einigen Minuten treten aus der Oberfläche dieser formlosen Masse halbkugelige Hervorragungen hervor, die ziemlich rasch an Länge zunehmen, Seitenzweige entwickeln, so dass binnen etwa einer Stunde die vielverzweigt-dendritische Form des Plasmodium sich wieder herstellt. — Minder zäheflüssige Plasmodien, wie die von Aethalium und Didymium, ertragen selten die gewaltsame Uebertragung von einer Unterlage auf die andere, ohne alle Bewegungs- und Entwickelungsfähigkeit dauernd einzubüssen. Wenn das Verfahren gelingt, sind die Erscheinungen ähnliche: Abrundung des Plasmodium zu einem der Kreisform sich nähernden flachen Tropfen, aus welchem neue dendritisch verzweigte bandförmige Massen hervorsprossen.

Wird auf verzweigte, in lebhafter Gestaltveränderung und Strömung begriffene Plasmodien von Aethalium septicum oder Physarum spec. ein dünnes, leichtes Deckglas aufgelegt, nachdem durch Anbringung geeigneter Unterlagen neben dem Plasmodium Vorkehrung getroffen ist, dass dieses nur eine geringe Quetschung erleidet, so stehen die strömenden Bewegungen sofort still. Die band- und kuchenförmigen Massen werden nach Eintritt des Druckes nicht nur breiter, sondern auch kürzer. An den bandförmigen treten seitlich kugelige Auftreibungen hervor. Alle Extremitäten des Plasmodium runden sich ab, unter beträchtlicher Zunahme der Dicke der Hautschicht. Nach kurzer Zeit (nach 2 bis 5 Minuten) aber beginnt das Plasmodium zwischen den beiden Glasplatten aufs Neue Sprossungen zu entwickeln, Strömungen in seiner Substanz und Ortsveränderungen zu zeigen.

In ähnlicher Weise wirken elektrische Entladungen, welche durch bewegliche Plasmodien, oder durch Theile derselben gehen. Im Stamme eines Plasmodium von Didymium Serpula, das zwischen den auf etwa $1/2$ Mm. genäherten Rändern zweier, auf den Objectträger befestigten Platinplatten sich entwickelt hat, wird bei Durchleitung der Oeffnungsschläge eines Inductionsapparats die Strömungsbewegung zu plötzlichem Stillstande gebracht; dann strebt das Protoplasma des Stranges zur Annahme der Kugelform, indem es theils zu einer rundlichen Masse sich ballt, theils in die, von den elektrischen Schlägen nicht getroffenen Theile des Plasmodium überfliesst. Ebenso erfolgt bei Durchleitung der Wechselströme des Inductionsapparats durch ganze Plasmodien desselben Myxomyces, die zwischen auf Glasplatten angebrachten Elektroden sich entwickelt hatten, Unterbrechung der strömenden Bewegungen, dann Abrundung der Umrisse des Plasmodium, Annäherung derselben an die Kreisform. Nach Aufhören des Durchganges der Ströme tritt in beiden Fällen die normale Gestaltung und Bewegung des Plasmodium wieder ein, dafern die Schläge nicht zu kräftig waren.[1])

Werden Plasmodien von Didymium Serpula aus der Zimmertemperatur in einem auf + 30° C. erwärmten feuchten Raum gebracht und 5 Minuten darin gelassen, so ist die Bewegung erloschen, die Stromfäden haben sich in klumpige Massen mit vielen Hervorragungen

1) Kühne, Unters. üb. d. Protoplasma, Lpz. 1864, p. 75 ff. — Derselbe Autor berichtet folgenden merkwürdigen Versuch: ein Stück des Darmes eines Wasserkäfers wurde mit einem Brei aus Wasser und dem zu groben Pulver zerriebenen zelligen Ruhezustande des Didymium Serpula gefüllt, dann beiderseits unterbunden und in eine Wasserschicht im feuchten Raume auf eine Glasplatte quer über die darauf angebrachten Elektroden gelegt. Nach 24 Stunden war der Darm bedeutend praller gefüllt. Als Kühne nun »die Ströme des Inductionsapparats auf ihn einwirken liess, contrahirte er sich gerade wie eine colossale Muskelfaser, so dass sein eines Ende von den Elektroden herunterglitt.« Nach Dehnung des Darms durch Ziehen an den Enden verkürzte er sich, bei Einwirkung stärkerer Ströme, noch 2 Mal um etwa $1/6$ seiner Länge. (A. a. O., p. 81).

verwandelt, die peripherischen flachen Ausbreitungen sind ganz verschwunden. Etwa eine Stunde nach der Wiederabkühlung beginnen die Bewegungen aufs Neue, und das Plasmodium nimmt sein gewohntes Aussehen wieder an. Erwärmung auf + 35° C. vernichtet die Organisation dieser Plasmodien. Die von Aethalium septicum dagegen ertragen eine längere Erwärmung auf + 39° C.[1]. Stillstand aller Bewegung und Abrundung der Form erfolgt bei Plasmodien von Aethalium septicum nach einstündigem Aufenthalte in einem mit Eis umgebenen engen Raume. Bei allmäliger Erwärmung trat im grösseren Theile des Plasmodium (ein Theil der kugeligen Auftreibungen schnürte sich ab und und ging zu Grunde) die normale Beweglichkeit wieder ein[2].

Concentrirte Lösungen von Zucker, Glycerin, 5procentige Lösung von Kalisalpeter oder Kochsalz bringen die Plasmodien zur Abrundung und Zusammenziehung in keulige oder (indem die dünneren Aeste durchreissen) kugelige Massen mit hyalinen Säumen. Bei längerer Einwirkung concentrirter Lösungen bedeckt sich der hyaline Saum mit stacheligen, dicht stehenden Fortsätzen[3]. Die Erscheinung ist analog denjenigen, welche bei künstlicher Contraction protoplasmatischen Zelleninhalts im längeren Haften bestimmter Stellen der Peripherie an der Innenwand der Zelle sich zeigen, nur dass bei den Stacheln der Plasmodien die am weitesten vorragenden Stellen der Aussenfläche diejenigen grösster, die am tiefsten eingesenkten diejenigen geringster Dehnbarkeit sind. — Aussüssen der Präparate mit Wasser bringt in den contrahirten Plasmodien den Wiedereintritt der Bewegungserscheinungen hervor. Zusatz sehr verdünnter Lösungen von Zucker, von nicht mehr als 0,1 pCt. Kochsalz, phosphorsaurem Natron oder schwefelsaurem Natron[4], ganz besonders aber Zusatz einfach kohlensauren Kalis und Natrons[5]) machen die Plasmodien dünnflüssiger, wasserreicher. Sie vermehren die Imbibitionsfähigkeit des Protoplasma und verwischen bestehende Unterschiede zwischen Hautschicht und innerer körnerreicher Substanz. Die Wirkung ist örtlich: es kommt vor, dass sie nur einen Theil eines Plasmodium trifft. »Bringt man mit der Nadel ein mikroskopisch kleines Stückchen einfach kohlensauren Kalis auf ein von wenig Wasser umspültes Zweigende, so schwillt dieses beträchtlich an, sobald das Salz in dem Wasser zu zerfliessen beginnt; neue Prominenzen und Zweiganfänge schiessen aus seinem Umfange hervor, wie an einem normal vegetirenden und rapid anschwellenden Ende, und von dem Augenblicke an, wo die Schwellung beginnt, strömt die Körnchenmasse mit grosser Geschwindigkeit nach dem schwellenden Theile hin. Gingen vor dem Versuche ein oder mehrere Ströme von dem Zweigende weg, so kehren dieselben plötzlich um sobald die Einwirkung des Reagens anfängt. Die beschriebene Erscheinung dauert oft ziemlich lange an.« Wenn sich das Kalisalz im Wasser vertheilt hat und auch an anderen Punkten Quellungen entstehen, wird das ganze Plasmodium getödtet[6]).

Auch plötzliche Verringerung der Concentration der ein bewegliches Plasmodium umspülenden Flüssigkeit beeinträchtigt die Bewegungen. Als ich ein Plasmodium von Didymium Serpula, welches in 1 pCt. Kalisalpeterlösung während einiger Stunden besonders lebhafte Ortsveränderungen und Strömungen in der Substanz gezeigt hatte, mit destillirtem Wasser auswusch, standen die Bewegungen plötzlich still und die Umrisse rundeten sich ab. Nach 12 Minuten begannen Bewegungen wieder aufzutreten; nach einer halben Stunde hatte das Plasmodium seine normale Beschaffenheit zurück erlangt.

---

1) Kühne a. a. O. p. 87.
2) Kühne a. a. O. p. 88.
3) Kühne a. a. O. p. 81; K. sah diese Veränderung regelmässig bei Behandlung der Plasmodien von Didymium Serpula mit 1 pCt. Lösung von Rhodankalium; bei Behandlung der Plasmodien mit Zucker- oder Kochsalzlösung tritt sie nur stellenweise ein.
4) Kühne, Unters. üb. d. Protopl. p. 84.
5) de Bary, die Mycetozoen p. 49.
6) de Bary, die Mycetozoen p. 50.

Eine besondere Klasse von Bewegungen frei in Wasser ragender Protoplasmastränge stellen die Schwingungen der Wimpern dar, durch welche die mit dem Vermögen spontaner Ortsveränderung begabten Fortpflanzungszellen (Schwärmsporen) vieler Algen und Pilze, sowie die Spermatozoiden der Characeen, der Muscineen und der Gefässkryptogamen bewegt werden. Diese Wimpern sind fadenförmige Fortsetzungen der peripherischen Schicht einer Protoplasmamasse, welche entweder nackt, ohne besondere Hülle ist, so bei den Spermatozoiden und bei den Schwärmsporen der grossen Mehrzahl der Algen und Pilze unmittelbar nach dem Ausschlupfen aus den Mutterzellen; — oder die von einer starren Zellhaut umgeben wird, welche jeder schwingenden Wimper durch ein enges Loch den Austritt ins Wasser gestattet, so bei den Volvocinen und bei einigen Fadenalgen gegen das Ende der Schwärmzeit. Das eigenthümliche der Bewegungen der schwingenden Wimpern besteht darin, dass sehr kleine, aber höchst energische, in äusserst kurzer Frist sich wieder ausgleichende und in bestimmter Richtung rhythmisch fortschreitende Ortsveränderungen kleiner (ausserhalb den Grenzen des mikroskopischen Sehens liegender) Theile des Protoplasma der fadenförmigen Stränge stattfinden. Als nächstes Ergebniss dieser Ortsveränderungen tritt die relative Verkürzung einer Kante der Wimper ein. Da die Stellen dieser Verkürzungen in schraubenliniger Ordnung einander folgen, so beschreibt die Wimper eine Schraubenlinie, die um die Aussenfläche eines mit der Spitze auf der Anheftungsstelle der Wimper gestellten Kegels gewunden ist; je nach specifischen Unterschieden von dem Bruchtheile eines Umganges, einer ganzen Windung, oder von mehreren Umläufen. Nachdem die Wimper sich vollständig zur Schraubenlinie eingekrümmt hat, streckt sie sich in der Art wieder gerade, dass der Radius der Schraubenwindungen zunächst sehr verringert, die Steilheit der Windungen sehr vermehrt wird. Erst wenn die Wimper fast völlig geradlinig erscheint, und nur noch um die eigene Achse gedreht ist, wird auch diese Torsion ausgeglichen[1]: Es leuchtet ein, dass vermöge dieses Verhaltens die Bewegungen der Wimper nach einer Richtung hin peitschend auf das umgebende Wasser wirken.

Zahl und Anordnung der Wimpern ist bei verschiedenen Formen sehr verschieden. Die Schwärmsporen der Vaucherien sind auf der ganzen Aussenfläche ihres eyförmigen Körpers mit einem Ueberzuge dicht gedrängter kurzer Wimpern bedeckt[2]. Wo nur ein Theil der Spore Wimpern trägt, ist der wimpertragende Theil stets der bei der Bewegung vorausgehende Punkt. Dieser Theil ist daneben durch die lichtere Färbung, oft durch Farblosigkeit gekennzeichnet; eine Erscheinung, die auch an den Schwärmsporen von Vaucheria in dem geringeren Chorophyllgehalte des vorausgehenden Endes hervortritt. Ein Kranz aus zahlreichen, langen Wimpern umgiebt das lichte Vorderende der Schwärmspore von Oedogonium. Vier schwingende Wimpern stehen am Vorderende der Schwärmsporen von Draparnaldia, Ulothrix, Chaetophora; zwei solcher Wimpern an dem der Volvocinen, von Cladophora, Saprolegnia; zwei

---

1) Die im Texte gegebene Darstellung der Wimperbewegungen beruht auf Beobachtungen, die ich an schwingenden Cilien von Samenfäden der Chara hispida machte, deren Körper beim Austritt aus der Mutterzelle in den Riss derselben sich eingeklemmt hatte. Die Streckung der Wimpern durch Aufrichtung der Schraubenumgänge nach jeder Einrollung ist sehr leicht zu constatiren. Die Ausgleichung der Torsion nach der Streckung schliesse ich aus vereinzelten Fällen beobachteter Drehung überhängender Spitzen im Uebrigen völlig wieder gestreckter Cilien.

2) Unger, Pflanze im Momente der Thierwerdung. Wien 1843, p. 33.

etwas rückwärts vom Ende angeheftete, von denen die eine längere nach vorn, die andere kürzere nach hinten gerichtet ist, stehen an den Schwärmsporen der Fucoideen[1]) und von Achlya[2]). Eine einzige schwingende Cilie tragen die Schwärmer der Myxomyceten[3]) und die von Euglena[4]). Es ist versucht worden, die Schwingungen der Wimpern als eine secundäre Erscheinung zu deuten, welche eine blosse Folge der auf einer anderen, unbekannten nächsten Ursache beruhenden Ortsveränderung im Wasser der Sporen und Spermatozoïden sei[5]). Hiergegen spricht schon die Vorwärtsrichtung der schwingenden Wimpern der meisten Schwärmsporen während der Fortbewegung. Wären die sehr biegsamen Stränge dabei passiv, so müssten sie nachgeschleppt werden. Noch entschiedener aber der Umstand, dass die Wimpern ihre Schwingungen fortsetzen, wenn der Körper der Schwärmspore oder das Spermatozoid durch Einklemmung oder Festkleben bewegungslos geworden ist, ein von mir unter den verschiedensten Modificationen häufig gesehener Fall. Völlig entscheidend aber ist folgende Beobachtung. Es ist bekannt, dass die Schwärmspore von Vaucheria bei der Durchzwängung durch die enge Mündung ihrer Mutterzelle nicht selten durchreisst, so dass ein Theil ihrer Substanz im Inneren der Mutterzelle zurückbleibt; beide Theilhälften runden sich dann zu bewegungs- und keimungsfähigen Sporen ab[6]). Ich beobachtete im Frühjahre 1864 wiederholt, dass im letzten Momente des Austritts der Schwärmsporen von Vaucheria sessilis (= clavata) nur ein kleiner Theil der farblosen peripherischen wimpertragenden Schicht ihres Hinterendes abgeknippen wurde. Diese kleine Parthie farblosen Protoplasmas gestaltete sich sofort zu einer im ganzen Umfange mit schwingenden Wimpern besetzten Kugel, die im Wasser sich frei bewegte, und zwar mit einer Schnelligkeit, welche die der grossen grünen Spore um ein sehr bedeutendes mehr als das Zwanzigfache, übertraf. Sie trug im Verhältniss zu ihrer Masse ungleich mehr Wimpern, als eine normale chlorophyllhaltige Spore. In einem ähnlichen Verhältnisse war die Raschheit ihrer Bewegungen gewachsen.

Die schraubenlinigen Bewegungen der Wimpern, welche die Bewegungen vermitteln, bedingen, dass das Fortrücken der Schwärmsporen und der Spermatozoiden im Wasser mit fortwährender Drehung um die Längsachse (den grössten Durchmesser des Körpers) begleitet ist. Hier kommen dreierlei Fälle vor[7]). Die Drehungsachse fällt zusammen mit der Richtung der Bewegung, das Vorrücken ist geradlinig, so z. B. bei Vaucheria, Chlamydococcus. Oder die Rotationsachse ist gegen die Bahn der Bewegung geneigt und zwar entweder so, dass das hintere Ende der Spore oder des Spermatozoids die Bahn der Bewegung geradlinig einhält, während das vordere Ende eine Schraubenlinie beschreibt, deren Achse mit der Bewegungsbahn zusammenfällt. So z. B. bei Aethalium, Stemonitis, Lycogala, Euglena, Stigeoclonium, den Spermatozoiden der Characeen und Moose und wohl in der Mehrzahl der Fälle. Oder endlich die Rotationsachse ist ebenfalls gegen die Bahn der Bewegung geneigt, wird aber von dieser in ihrer hinteren Hälfte geschnitten, so dass das Vorderende eine weitere, das Hinterende eine engere Schraubenlinie um die Bahn der Bewegung beschreibt, so bei den Schwärmsporen von Oedogonium. Die Richtung der Drehung der Schwärmsporen und Spermatozoiden ist für viele Arten beständig, für andere veränderlich. Constant rechts[8]) drehen die

1) Thuret, Ann. sc. nat. Bot. 3 Sér., 14, p. 214; 16, p. 5.
2) de Bary, Bot. Zeit. 1852. p. 491.
3) de Bary in Siebold und Kölliker, Zeitschrift für wiss. Zoologie, 10, 1860, p. 155.
4) Euglena stimmt bei ihrer s. g. Encystirung so vollkommen mit den Vegetationserscheinungen einzelliger Algen, insbesondere der Palmellaceen überein und sie unterscheidet sich während ihres Schwärmzustandes so unwesentlich — nur durch die besonders energischen Gestaltänderungen ihres Körpers — von den Schwärmsporen unzweifelhafter Algen oder Pilze, z. B. von Stigeoclonium oder Aethalium, dass ich kein Bedenken trage, sie für eine Bürgerin des Gewächsreiches anzusprechen.
5) Nägeli, einzellige Algen, Zürich 1849, p. 21.
6) Unger, Pflanze im Momente der Thierwerdung, p. 26; Thuret, Ann. sc. nat. Bot. 2 Sér. 19, 1843, p. 269. 7) Nägeli, Beitr. z. Bot. 2, 97.
8) Rechts und links brauche ich in dem Sinne, dass der Beobachter sich in die Längsachse des Objects hineindenkt.

Schwärmsporen von Vaucheria[1]), Ulothrix speciosa, Stigeoclonium insigne, Tetraspora lubrica[2]); constant links drehen die Schwärmsporen von Chlamydococcus, Oedogonium. Die darauf untersuchten mehrzelligen Volvocinen zeigen keine Beständigkeit der Drehung; sie drehen bald rechts, bald links, so Stephanosphaera[3]), Gonium und Pandorina[4]). Auch die Spermatozoiden von Farrnkräutern und Equiseten zeigten mir unbeständige, vorwaltend links umläufige Drehung. Sowohl die einzeln schwärmenden, als die zu Familien vereinigt sich bewegenden Schwärmsporen zeigen nicht selten dann eine rückläufige Bewegung, wenn sie während des Vorrückens an irgend ein Hinderniss stossen. Diese Rückwärtsbewegung ist stets nur von kurzer Dauer, sie endet mit einem momentanen Stillstand, nach welchem die normale Vorwärtsbewegung wieder eintritt. Auch die Rückwärtsbewegung ist von Drehungen der Schwärmspore oder der Schwärmsporenfamilie um die Achse begleitet. Diese Drehungen sind stets in ihrer Richtung den bei der Vorwärtsbewegung stattfindenden entgegengesetzt. Es ist wahrscheinlich, dass die mechanische Erschütterung, welche die bei der Vorwärtsbewegung vorausgehenden locomotorischen Wimpern durch das Anprallen an ein Hinderniss erfahren, eine vorübergehende Aenderung ihrer molekularen Structur erleiden, in deren Folge die relative Verkürzung oder Verlängerung bestimmter Stellen ihrer Kanten eine kurze Zeit lang in umgekehrter Reihenfolge vor sich geht. Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung und der Drehung um die eigene Achse stehen bei den Schwärmsporen in keinem genau bestimmbaren Verhältniss zu einander. Die Schwärmspore einer und derselben Art legt während einer Drehung um die Achse den einfachen bis vierfachen Weg zurück[5]). Die absolute Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung ist bei Schwärmsporen oder Spermatozoiden der nämlichen Art unter gleichen Verhältnissen nicht unbeträchtlich verschieden; hält sich aber für dieselbe Art innerhalb nicht allzuweiter Gränzen. Die schnellste der von mir gemessenen Bewegungen ist die der Schwärmer von Aethalium septicum. 0,7 bis 0,9 Mm. per Secunde. Die von Lycogala epidendron durchlaufen in 1 Sec. 0,33 Mm. Die Schwärmsporen von Tetraspora lubrica rücken per Secunde 0,166 bis 0,083 Mm. vor[6]); die von Oedogonium vesicatum 0,2 bis 0,15 Mm.; die von Vaucheria 0,14 bis 0,1 Mm. Die Familien von Botryocystis Morum 0,07 Mm., die von Gonium pectorale 0,046 Mm. per Secunde. Aus diesen Beispielen ist ersichtlich, dass die Schnelligkeit der Bewegung in keinem constanten Verhältniss zu der Anzahl der bewegenden Wimpern steht. Die an der ganzen Oberfläche mit schwingenden Wimpern besetzten Schwärmsporen von Vaucheria bewegen sich fünfmal langsamer, als die von Aethalium, welche nur eine einzige Wimper am Vorderende tragen.

Manche Schwärmsporen lassen deutlich Formenänderungen auch des Körpers erkennen, Beugungen, welche auf relativer Verkürzung einer Seite und relativer Verlängerung der entgegengesetzten Seite beruhen, und Verkürzungen des Längsdurchmessers des Körpers unter entsprechender Zunahme seiner Dicke, bedingt durch Verschiebungen der Körpersubstanz. Beide Erscheinungen treten bei den Schwärmern der Myxomyceten regelmässig gegen das Ende der Schwärmzeit ein. Sie werden begleitet von der Bildung mehr oder weniger zahlreicher hernienartiger Ausstülpungen der Hautschicht, welche wieder eingezogen, und an anderen Stellen der Körperoberfläche neu gebildet werden, so dass die Gestaltveränderungen der zur Ruhe gelangenden Schwärmer denen von Amoeben vollkommen ähnlich werden[7]). Diese Gestaltveränderungen der Schwärmer bilden den Uebergang zu denen der Plasmodien, welche aus dem Verschmelzen zahlreicher Schwärmer der Myxomyceten entstehen[8]). — Beugungen der Schwärm-

---

1) A. Braun, Verjüngung, p. 227.
2) Nägeli, Beitr. 2, p. 97.
3) Cohn in Siebold und Kölliker, Zeitschr. für wiss. Zoologie, 4, p. 83.
4) Nägeli a. a. O.
5) Nägeli a. a. O. p. 102.
6) Nägeli a. a. O. p. 102.
7) de Bary in Siebold und Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 157.
8) Cienkowski in Pringsheim's Jahrbüchern, 3, p. 431.

sporen zeigen sich häufig an denen von Chaetophora und Stigeoclonium, wenn diese, in der Oeffnung der Mutterzelle eingeklemmt, sich loszuringen streben[1]). Die Verkürzung des dicker werdenden Körpers und die Wiederstreckung zur Spindelgestalt zeigen in anschaulichster Weise die Schwärmer von Euglena viridis und sanguinea während der Verlangsamung der fortschreitenden Bewegung, welche der Bildung einer festen Zellhaut um die zur Kugel sich rundende Schwärmspore vorangeht. Den Schwärmsporen, welche ein ellipsoïdische oder spindelförmige Gestalt besitzen, kommt sehr allgemein eine einmalige Aenderung der Gestalt, Annäherung an die Kugelform in dem Momente zu, in welchem sie in den Ruhezustand übergehen; sehr auffällig z. B. bei Vaucheria, Stephanosphaera, minderhervortretend bei Oedogonium, Draparnaldia.

Die Bewegung der Schwärmspore wird durch Erhöhung der Temperatur bis zu einem bestimmten Grade beschleunigt, durch Erniedrigung der Temperatur verlangsamt[2]). Die Einwirkung des Lichtes ist keine unerlässliche Bedingung der Bewegungen der Schwärmsporen. Diese gehen auch im Finstern vor sich. Dagegen wirkt das Licht bestimmend auf die Richtung der Bewegung vieler, vielleicht aller Schwärmsporen. Und zwar finden hier dieselben Gegensätze statt, wie in dem Verhalten der Zweige, Blätter und Wurzeln complicirter gebauter Pflanzen zum Lichte. Wie bei diesen die meisten Theile gegen die Seite der stärksten Lichteinwirkung sich concav, viele aber gegen dieselbe sich convex krümmen, so giebt es auch Schwärmsporen, welche sich gegen die einfallenden Lichtstrahlen hin bewegen, andere, welche vor denselben fliehen und endlich auch solche, welche sowohl die sehr intensive Beleuchtung, als auch die Dunkelheit meiden und an halbdunkeln Stellen sich ansammeln. Die nächste Ursache dieses verschiedenartigen Verhaltens wird in einer verschiedenartigen Einwirkung des Lichtes einer gegebenen Intensität auf die bestrahlte Seite der schwingenden Wimpern zu suchen sein. Zu den Schwärmsporen, welche nach der Lichtquelle hin sich bewegen, gehören die von Cladaphora glomerata[3]), Tetraspora lubrica[4]), Vaucheria sessilis, Oedogonium gemelliparum und wohl alle Arten dieser Gattung. Solche Sporen sammeln sich in einem Glasgefässe an der Seite stärkster Beleuchtung; in einem Gefässe mit undurchsichtigen Wänden an dem der Lichtquelle zugekehrten Rande, dafern dieser Rand die Wasserfläche nicht allzusehr überragt. Ein mässiger Schattenstreifen, den der niedrige Rand des Gefässes auf die Wasseroberfläche wirft, wird von den Schwärmsporen unter dem einmal empfangenen Impulse durcheilt und sie sammeln sich von der Anziehung der festen Wand festgehalten, innerhalb desselben. Ist der Schattenstreif aber breit, so meiden ihn die Sporen. Eine drei Fuss lange Glasröhre wurde mit Wasser gefüllt, welches von schwärmenden Sporen der Tetraspora lubrica gleichmässig grün gefärbt war. Sie wurde mit Ausnahme des unteren Endes ganz mit schwarzem Papier umwickelt und senkrecht aufgestellt, so dass nur ihr Grund beleuchtet war und nur von hier aus Lichtstrahlen in den übrigen Raum drangen. Nach einigen Stunden befanden sich alle Sporen in dem unteren Ende, und zwar herumschwärmend; das Wasser oberhalb war farblos. Nun wurde das untere Ende, umwickelt, und das obere freigelassen. Die Schwärmsporen stiegen alsdann empor und sammelten sich an der Oberfläche des Wassers an[5]). — Die Schwärmsporen von Ulothrix speciosa dagegen fliehen das Licht. Sie sammeln sich in jeder Wassermasse an der der Quelle intensivsten Lichtes abgewendeten Seite. Ein Objectträger mit einem unbedeckten Wassertropfen, in welchem sich viele Schwärmsporen befanden, wurde unter das Mikroskop gebracht. Alle sammelten sich bald an dem vom Fenster abgewendeten Rande an. Der Objectträger wurde umgedreht, so dass die Sporen an dem zum Fenster hingekehrten Rande des Tropfens sich befanden. Sie gingen darauf alle wieder nach dem entgegengesetzten Rande. Man konnte unter dem Mikroskope beobachten, wie die Sporen in ziemlich paralleler Richtung vom Fenster hin-

1) Thuret Ann. sc. nat. 3 Sér., 14, p. 224; Nägeli, pflanzenphys. Unters. 1, Zürich 1855, p. 38.
2) Nägeli, Beitr. 2, p. 102.
3) Treviranus verm. Schriften, 2, p. 84.
4) Nägeli, Beitr. 2, p. 102. — 5) Nägeli a. a. O. p. 104.

wegeilten. Der Versuch wurde noch einige Male wiederholt, und immer mit dem nämlichen Erfolge[1]). Die schwärmenden Familien von Stephanosphaera suchen dasLicht von einer bestimmten, mittleren Intensität. Eine flache Porzellanschale mit Wasser, das mit Stephanosphaera und Chlamydococcus pluvialis erfüllt war, wurde ans Fenster gestellt. An der zum Fenster gewendeten Seite sammelte sich die Stephanosphaera im Schatten des überragenden Randes zu einem grünen Saume, am entgegengesetzten Rande des Gefässes sammelten sich die Schwärmzellen von Chlamydococcus. Jetzt wurde die Porzellanschale an der dem Fenster zugewendeten Seite durch Auflegung eines schmalen Brettchens beschattet. Binnen ein paar Stunden entfernten sich alle Stephanosphaeren von dem dunkeln Rande und ordneten sich zu einem quer durch das Wasser gehenden schmalen grünen Streifen, welcher genau der Grenze zwischen Kernschatten und Halbschatten des Brettchens entsprach. Wurde darauf das Brettchen so gelegt, dass dasselbe von vorn nach hinten den einfallenden Lichtstrahlen parallel einen Theil des Gefässes bedeckte, so sammelten sich die Stephanosphaeren zu beiden Seiten des Kernschattens des Brettchens als grüne Streifen. Wiederholung des Versuchs lieferte stets das gleiche Resultat[2]). Noch andere Schwärmsporen ordnen sich im Wasser zu eigenthümlich gestalteten Gruppen. Ueber die Bedingung dieser Anordnung ist zur Zeit noch nichts bekannt. Ein von zahlreichen Schwärmsporen, welche muthmasslich einer Art von Tachygonium angehörten, grün gefärbtes Wasser, klärte sich in einem Teller binnen kurzer Zeit, indem die grüne Masse sich nach dem zum Fenster gewendeten Rande hinzog und hier zu einer etwa bis zum dritten Theile des Tellerdurchmessers nach dessen Mitte hereinreichenden Fläche sich sammelte. Hier bildete sich eine breite grüne Zone von etwa $1/_3$ des Tellerdurchmessers, welche nach den Seiten sich allmälig verschmälerte. Dem Tellerrande unmittelbar angränzend drängten sich die Schwärmsporen zu einem im Maximum 4 Mm. breiten intensiv grünen Streifen zusammen. Der übrige Theil der grünen Zone war getupft von kreisrunden Flecken, von denen jeder im Centrum intensiv grün war, und nach der Peripherie hin allmälig heller wurde. Diese Tupfen waren in der Nähe des Randstreifens kleiner und gedrängter, nach der Mitte des Tellers hin grösser und lockerer. Bei jeder kleinen Bewegung des Wassers verschwand diese Anordnung und die Zone wurde homogen grün. Nach 2 bis 3 Minuten Ruhe stellte sich indess die frühere Anordnung wieder her. Die Untersuchung mit der Loupe zeigte, dass jeder der Tupfen aus lebhaft bewegten Schwärmzellen bestand, die nach dem Centrum hin enger zusammengedrängt waren. Jeder Tupfen hatte verkehrt kegelförmige Gestalt, und reichte mit der Spitze bis auf den Boden des Gefässes. Am folgenden Morgen nach starker Abkühlung während der Nacht sammelten sich die Schwärmzellen wieder zu einer solchen Zone mit intensiv grünem Randstreifen, von dem aber in der Mitte ein intensiv grüner, in spitzen Winkeln baumartig verzweigter gegen den Mittelpunkt des Tellers hinreichte. Ausserdem gingen rechts und links neben dieser baumartigen Verzweigung noch kurze unverzweigte Streifen in der Richtung der Radien von dem Randstreifen ab. Diese Anordnung veränderte sich während des ganzen Tages unaufhörlich, ohne jedoch den baumartigen Charakter zu verlieren. Man konnte verfolgen, wie einzelne Zweige und Aeste sich verkürzten und zuletzt ganz verschwanden, die anderen aber an der Spitze sich verlängerten. Auch diese grünen Streifen waren nicht blos oberflächlich. Sie reichten mehr oder weniger tief in das Wasser hinab; von stärkeren Aesten gingen vollständige senkrechte Wände und von den Knoten der schwächeren Verzweigungen senkrechte Stränge bis auf den Grund. Schwärmzellen von Tetraspora lubrica zeigten ähnliche Erscheinungen im Wasser, in welchem sie in besonders grosser Menge vorhanden waren[3]).

Der Bau der Spermatozoiden der höheren Kryptogamen ist ziemlich abweichend von dem der Schwärmsporen. Ihre Bildung erfolgt dadurch, dass der gesammte protoplasmatische Inhalt der kleinen Mutterzelle sich zu einem schraubenlinig gewundenen faden- oder bandförmigen Körper umwandelt, dessen bei der später eintretenden Bewegung vorausgehendes Ende zwei

1) Nägeli a. a. O. p. 105.
2) Cohn in Siebold und Kölliker, Zeitschr. für wiss. Zool. 4, p. 111.
3) Nägeli, Beitr. 2, p. 106.

oder mehrere Wimpern trägt. Das hintere wimperlose Ende ist dicker, breiter und sichtlich von minder dichter Beschaffenheit, als das vordere bewimperte. Die Substanz der Spermatozoiden ist farblos und von einer Weichheit, welche an den Hinterenden häufig bis zur Klebrigkeit geht. Bei den Equiseten und Farrnkräutern beschreibt der Körper des Spermatozoids mit dem Vorderende zwei bis drei engere und mit dem Hinterende eine halbe offnere Schraubenwindung, (meist links umläufige). Die engeren Windungen des Vorderendes tragen zahlreiche, ziemlich lange Wimpern [1]). Das wimperlose Hinterende ist bei den Spermatozoiden der Equiseten an der Innenkante seiner Schraubenwindung deutlich zu einem häutigen flossenähnlichen Anhängsel verbreitert, welches während der Vorwärtsbewegung in schneller Undulation sich befindet[2]). Bei den Spermatozoiden der Farrnkräuter findet muthmasslich dasselbe Verhältniss statt[3]). Die Spermatozoiden der Rhizocarpeen und die von Isöetes unterscheiden sich von den eben genannten durch minder bandartig platte Form des Vorderendes, weit geringere Zahl der an den vorderen Windungen befestigten Wimpern und durch die Dünne des fadenförmigen Hinterendes. So die von Isoëtes[4]), von Salvinia und Pilularia [5]). Die Spermatozoiden aller Muscineen sind von schlanker, cylindrischer, während der Bewegung in einer bis zwei lockere Schraubengänge gewundener Gestalt. Nicht selten sind ihre Körper in der Mitte bauchig angeschwollen [6]). Auch bei ihnen ist das Hinterende von minder dichter und fester Beschaffenheit, als der übrige Körper. Unmittelbar hinter dem Vorderende tragen sie an der äusseren Kante desselben zwei in steilen Schraubenlinien schwingende Wimpern, deren Länge die des Körpers erreicht oder übertrifft.[7]) Denen der Moose ganz ähnlich sind die Spermatozoiden der Characeen gebaut, nur sind ihre Windungen zahlreicher und enger, vier bei Nitella, sechs bei Chara [8]). Alle diese Samenfäden erhalten während der Bewegung den Körper nicht in völliger Starrheit. Die Windungen werden bald enger, bald weiter: doch bleiben diese Schwankungen innerhalb enger Grenzen, selbst dann, wenn das klebrige Hinterende des Spermatozoids an irgend einem fremden Gegenstande, zu einem Faden sich ausziehend, haften bleibt und die Bewegungen des Vorderendes vergeblich sich bemühen, dasselbe loszureissen. Kommen die Spermatozoiden zur Ruhe oder werden sie durch Eintrocknung oder durch Gifte, wie z. B. Iod getödtet, so werden die Windungen des Körpers minder steil; sie nähern sich bei Farrn und Equiseten oft bis zur Berührung. Die Bewegung vorwärts erfolgt bei Allen unter rascher, meist links gewendeter Drehung um die Achse. Das Vorderende beschreibt dabei eine Schraubenlinie, deren Achse mit der Richtung der Bewegung zusammenfällt, während das Hinterende in dieser Achse geradlinig fortschreitet.

Wärme begünstigt, Abkühlung verlangsamt die Bewegung. Das Fortrücken von Spermatozoiden von Pteris serrulata wird durch Erhöhung der Temperatur von + 15° C. auf + 25° C. um etwa das Doppelte beschleunigt, durch Abkühlung von + 17,5° C. auf + 3° C. (indem ich einen Objectträger mit einem Wassertropfen, der von Spermatozoiden wimmelte, im Spätherbste vor das Fenster legte) äusserst verlangsamt. — Beleuchtung ist kein Erforderniss der Bewegung. Nach dreiviertelstündigem Verweilen in Bewegung begriffener Spermatozoiden von Pteris im Dunkeln bemerkte ich keine Verlangsamung.

Die Dauer der Bewegung der Spermatozoiden ist eng begrenzt. In keinem beobachteten

---

1) Thuret in Ann. sc. nat. Bot. 3. Sér. 11, p. 5 und 16, p. 31.

2) Hofmeister in Abh. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. 4, p. 169.

3) Sonderbarer Weise wird die Existenz der Flosse von Schacht (Spermatoz. im Pflanzenreich, Brschw. 1864. 18), bestritten obwohl er sie ganz richtig abbildet (a. a. O. Tf. 3, f. 16—18). Der Umstand, dass auch in ihrer Substanz Vacuolen, und zwar besonders leicht, sich bilden, ist doch kein Beweis gegen ihre Existenz. Die Undulationen der Verbreiterung während langsamerer Bewegung des Spermatozoids sind sehr deutlich.

4) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 130.

5) Derselbe a. a. O. 5, p. 666.

6) Schleiden, Grundz. 2 Aufl. Bd. 2. Tf. 1. fg. 1; Roze in Bullet. sc. bot. de France, 11, Tf. 2.

7) Thuret in Ann. sc. nat. Bot. 3. Sér. 16, p. 29.

8) Thuret in Ann. sc. nat. Bot. 2. Sér. 14, p. 65; 3. Sér. 16, Tf. 9.

Fall überstieg sie drei Stunden. Wenn Spermatozoiden von Pteris serrulata und von Pellia längere Zeit unter dem Deckglase gelassen werden, so sammeln sich die beweglichen auffällig an den Rändern des Wassertropfens, was darauf hinzudeuten scheint, dass sie zu ihrer Thätigkeit der Sauerstoffaufnahme bedürfen.

Die als Spermatozoiden fungirenden Schwärmzellen vieler Algen stimmen im Baue und grossentheils auch im Chlorophyllgehalt mit zur Keimung bestimmten Schwärmsporen nahezu überein. Bei den meisten zeigen nur die schwingenden Wimpern Bewegungen; der Körper erscheint starr. Eine interessante Ausnahme machen die des Volvox globator, die mit ihrem stark verjüngten Vorderende Bewegungen ausführen, noch energischer, als die der Euglena viridis. »Diese Zellen sind stäbchenförmig mit schwach verdicktem Hinterende, welches blassgelb ist und einige körnige Bildungen enthält, während die vordere Hälfte einen langen dünnen schwanenhalsförmig gebogenen Schnabel darstellt. Dieser Schnabel ist von überraschender Contractilität, er dreht sich, streckt sich, zieht sich ein, rollt sich auf und macht schlangenförmige Bewegungen. An seinem Grunde entspringen zwei lange dünne, sehr lebhaft sich bewegende Wimpern.«[1])

Das in relativ starre Zellhäute eingeschlossene Protoplasma complicirter gebauter Pflanzen zeigt vielfältig Bewegungserscheinungen, welche denen des freien Protoplasma der Myxomyceten im Wesentlichen gleichartig sind. Bewegungen des Protoplasma sind nur in solchen Zellen beobachtet, welche ausser dem Protoplasma auch wässerigere Flüssigkeit enthalten, gegen welche das Protoplasma scharf abgegränzt ist: Vacuolen oder (in seltenen Fällen) wässerige Flüssigkeit in dem erweiterten Hohlraume der Zellmembran ausserhalb der nicht gleichmässig mit dieser an Umfang gewachsenen Masse des protoplasmatischen Inhalts. In allen beobachteten Fällen bleibt eine dünne, peripherische Schicht des protoplasmatischen Zelleninhalts an den Bewegungen entweder völlig unbetheiligt, oder die Ortsveränderungen ihrer Theile sind um Vieles geringer und langsamer, als die der von ihr umschlossenen Parthieen des Protoplasma.

Den Bewegungserscheinungen des in Zellen enthaltenen Protoplasma ist es gemeinsam, dass sie in jeder Zelle für sich selbstständig vor sich gehen. Die Trennung einer unverletzt bleibenden Zelle mit beweglichem Protoplasma aus dem Zusammenhange mit den Nachbarzellen hebt die Bewegungen ihres eigenen Protoplasma eben so wenig auf, als die Vernichtung der Protoplasmabewegung in Nachbarzellen durch Verletzung oder Tödtung derselben.[2])

Die Bewegungserscheinungen zeigen die nächsten Uebereinstimmungen mit denen der Plasmodien der Myxomyceten in dem weitest verbreiteten Falle, wo in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle, innerhalb bandförmiger, in den Raum der Vacuole hinein leistenartig vorspringender, unter einander netzartig verbundener Anhäufungen des Protoplasma, häufig auch in vom Wandbeleg aus quer durch die Vacuole strahlenden Strängen aus Protoplasma, beide von veränderlicher Gestalt und Richtung, fliessende Bewegungen auftreten, deren Richtung eine unbeständige, wechselnde ist. In einem und demselben Strange aus Protoplasma werden vielfach zwei gleichzeitig einander entgegengesetzt laufende Stromrichtungen bemerkt; in den dickeren sehr häufig; bisweilen auch in den dünnsten. Am anschaulichsten finden sich derartige Bewegungen in grosszelli–

1) Cohn in Ann. sc. nat. Bot. 4 Sér. 5, p. 329.
2) Fontana in Rozier Observ. s. la physique, 7, 1776, p. 285; Corti ebendas., 8, p. 240.

gen Haargebilden der oberirdischen Theile von Landpflanzen. Sie kommen sehr verbreitet auch in Zellen parenchymatischer Gewebe vor. Und nahezu allerwärts wird, auf einem gegebenen Entwickelungszustand der Zellen, eine Anordnung des Protoplasma zu dickeren Streifen des Wandbelegs, oft auch zu durch den inneren Zellraum gehenden Strängen beobachtet, welche mit der des deutlich beweglichen Protoplasma übereinstimmt, wenn auch in jenen Streifen und Strängen eine strömende Bewegung nicht erkannt werden kann; — sei es der Gleichartigkeit der Lichtbrechung aller Theile des Protoplasma, sei es des störenden Einflusses der Präparation zur mikroskopischen Beobachtung auf die Lebensthätigkeit der zu untersuchenden Pflanzentheile halber.

Derartige Anordnung des Protoplasma, und strömende Bewegungen in den Streifen und Strängen desselben treten nicht früher ein, als bis das Volumen des von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Innenraumes der Zelle dasjenige des Protoplasma derselben erheblich übertrifft. So lange die Vacuole in der jungen Zelle noch nicht vorhanden, oder so lange ihr Durchmesser nicht um ein Vielfaches den des Wandbeleges aus Protoplasma übertrifft, wird das Protoplasma stets in Ruhe gefunden.

Die nach verschiedenen Richtungen gehenden Strömungen in einem netzartig geordneten System von Streifen und Strängen aus Protoplasma wurden durch R. Brown an den Staubfadenhaaren der Tradescantia virginica entdeckt.[1]) Sie ist leicht erkennbar in grosszelligen Haaren z. B. den Brennhaaren der Nesseln, den Gliederzellen der grossen Haare von Cucurbita, Ecbalium, Solanum tuberosum, des Griffels von Campanula; in dickeren Pilzfäden (z. B. denen der grösseren Saprolegnien[2]), des Pilobolus[3]), in den Zellen von Algen aus den Familien der Conjugaten und Diatomeen[4]) in den unschwer sich vereinzelnden Zellen des Fleisches der meisten saftigen Früchte (z. B. Symphoricarpos racemosa[5]), in jüngeren Pollenkörnern (z. B. von Oeno-

1) Transact. Linn. Soc. 16, 1833, p. 712. Anm.

2) S. Meyen, Pflanzenphysiol. III, T. X. fg. 18. — 3) S. Cohn in N. A. A. C. L. N. C. 23, 1, T. 51 fg. 7, 8.

4) Z. B. Spirogyra, s. Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 2. Tf. 1. fg. 7; Closterium, Denticella, Coscinodiscus (s. Max Schultze in Müllers Archiv 1858. Tf. 12. fg. 11—13). — Die verschiedenen Angaben über die Bewegungserscheinungen im Protoplasma der Closterien stehen in vielfachem, aber mehr im Ausdruck als in den Thatsachen begründetem Widerspruche. Meyen, der Entdecker (Wiegmanns Archiv 3, 1837, 1, p. 432) erkannte die entgegengesetzten Richtungen der dicht neben und unter einander laufenden, zahlreichen, schmalen Ströme. Lobarzewski (Linnaea 14, 1840, p. 280) bestreitet die »regelmässige Bewegung kleiner ungefärbter Molecule« und giebt dagegen die Strömung einer »klaren, sulzigen, dicken Masse« an. Es ist selbstverständlich, dass er deren Strömung nur an der Fortbewegung der ihr eingebetteten »ungefärbten Molecule« anderen Lichtbrechungsvermögens erkannt haben kann. Dagegen hat L. die Umkehrung der Richtung in der nämlichen Strombahn beobachtet (l. c. 281). Focke's Angabe (physiol. Studien, 1. Bremen 1847, p. 54) die Innenfläche der Zellhaut von Cl. Lunula sei von schwingenden Wimpern ausgekleidet, beruht einfach auf einem Missverständniss des mikroskopischen Bildes der in Bewegungen begriffenen Protoplasmaschicht. Nägeli's Annahme einer bei Closterium vorkommenden eigenthümlichen »Glitschbewegung« (pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 49; Beitr. z. Bot. 2, p. 85) beruht auf der Wahrnehmung des Hin- und Hergleitens von Körnchen an der Innenfläche des protoplasmatischen Wandbeleges. De Bary (Unters. üb. die Conjugaten, Lpzg. 1858, p. 59) erklärt diese Erscheinung vollständig aus dem periodischen Wechsel der Stromrichtung bandförmiger Streifen der Protoplasma. Ueber das wirkliche Fliessen, über die dauernde Ortsveränderung bedeutender Mengen des Protoplasma lässt die unschwer zu constatirende Thatsache keinen Zweifel, dass bei Eintritt der Rückströmung nicht selten Parthieen des Protoplasma, welche durch Einschlüsse leicht festzuhaltender Form kenntlich sind, in eine andere Strömungsbahn eintreten, als die bisherige war.

5) S. Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 1, p. 296.

thera[1]), in den Zellen des Vorkeims mancher Phanerogamen[2]), in Zellen des jungen Endosperms von Pyrola und Monotropa[3]), im Parenchym sehr saftreicher Monokotyledonen (z. B. des Blüthenschafts und der Staubfäden von Tradescantia[4]). — Anderwärts, beispielsweise in den Zellen der Prothallien von Farrnkräutern und Equisetaceen, im Blattparenchym der Laubbäume ist die Anordnung des Protoplasma zu einem Netzwerk aus Strängen kenntlich; die Stränge erscheinen aber homogen, glasartig; in strömender Bewegung begriffene Partikel sind in ihnen nicht unterscheidbar. In vielen Fällen endlich zeigt das körnige Protoplasma von Zellen innerer Gewebe der Pflanzen aufs Deutlichste die Anordnung zu einem Netzwerke aus Streifen und Strängen, lässt aber die Bewegung vermissen: so im unbefruchteten Embryosacke vieler Phanerogamen[5]), in jungen Endospermzellen, in den Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis[6]). Die Bewegungslosigkeit ist mit grosser Wahrscheinlichkeit dem störenden Einflusse des Wassers beizumessen, in welches die Objecte behufs der Präparation gebracht werden müssen.

Die grösste Aehnlichkeit, nicht nur der strömenden Bewegungen innerhalb der Stränge des Netzwerks aus beweglichem Protoplasma, sondern auch der Gestaltung und der Formveränderungen dieses Netzwerks selbst, findet sich da wo sowohl dickere bandähnliche Streifen eines Wandbeleges aus Protoplasma, als auch die centrale Vacuole durchziehende Protoplasmastränge in Bewegung begriffen sind. Als Prototyp dieses Verhältnisses können die Zellen der Staubfadenhaare vieler Commelyneen, insbesondere der Tradescantia virginica und noch mehr der Tr. procumbens, bezeichnet werden. In der Jugend enthalten diese Zellen der Tr. virginica, bei cylindrischer Form, einen relativ dicken, reichlich Amylumkörner enthaltenden Wandbeleg aus bewegungslosem Protoplasma: in diesem eine sphäroidische, von farbloser Flüssigkeit erfüllte Vacuole. Die Zellen schwellen später bauchig an; die Flüssigkeit der Vacuole erhält blaue Färbung. Jetzt beginnen strömende Bewegungen innerhalb bandförmiger Anhäufungen des protoplasmatischen Wandbeleges. Bald darauf entwickeln sich von diesem aus, in den Raum der Vacuole hinein sprossend, Stränge aus Protoplasma, die durch den Raum der Vacuole reichend der Ursprungsstelle gegenüber mit dem Protoplasma des Wandbelegs sich vereinigen. Wo diese Stränge aus irgend grösseren Massen von Protoplasma bestehen, da sind sie bandförmig; der eine ihrer Querdurchmesser ist weitaus der grössere. Diese Stränge, sowie die bandförmigen Anhäufungen des Protoplasma des Wandbeleges, sind in der Regel verästelt; in verschiedenartiger Richtung, doch in der Mehrzahl der Fälle dem grössten Durchmesser der Zelle parallel oder nur wenig von ihm divergirend; und in steter langsamer Aenderung von Gestalt und Richtung begriffen. Vorhandene Protoplasmastränge werden an irgend einer Stelle dünner, reissen durch, die Stücken werden in den Wandbeleg oder in andere Stränge eingezogen. Es treten neue Stränge aus dem Wandbelege, oder neue Zweige von Strängen aus schon vorhandenen hervor. Schwach divergirende Gabelungen eines Stranges verschmelzen auf weite Strecken, indem in ihnen die Masse des Protoplasma beträchtlich sich anhäuft. Zwei stark convergirende oder parallele Stränge gleicher oder entgegengesetzter Stromrichtung nähern sich mehr und mehr, und verschmelzen endlich zu einem einzigen. Die grösste Anhäufung des beweglichen Protoplasma befindet sich in der Regel, doch keineswegs immer in der Umgebung des dem Wandbelege eingelagerten Kernes der Zelle (§. 13). In den breiteren Strängen und Streifen aus Protoplasma werden sehr häufig zwei, einander entgegengesetzte Richtungen der fliessenden Bewegung unterschieden.[7]) Bisweilen erscheint eine mittlere Strömung von zwei parallelen, ihr entgegengesetzten Randströmungen eingefasst. In einzelnen Fällen kommen zwei entgegengesetzte Stromrichtungen auch an äusserst dünnen, kaum messbar dicken Protoplasmasträngen vor.[8]) Das strömende Protoplasma erscheint auch bei

1) S. Nägeli zur Entw. d. Pollens, Zürich 1842, T. II. f. 11, 12.

2) Z. B. Funkia coerulea, s. Hofmeister, Entst. d. Embryo, Lpzg. 1849. T. 7 f. 22.

3) Hofmeister a. a. O. Tf. 12, f. 11. — 4) S. Meyen, Pflanzenphys. 2, T. 8 f. 1, 9. — 5) Hofmeister, Entst. d. Embryo. Tf. 2 ff. — 6) v. Mohl in Linnaea, 13, 1839, p. 281. — 7) Unger, Anat. Physiol. d. Pfl., Pesth, 1855, p. 280. — 8) M. Schultze in Müller's Archiv 1858, p. 336.

Anwendung der stärksten Vergrösserungen fast homogen, kaum grumos. Seine Bewegung wird nur erkannt an der Ortsveränderung der ihm eingelagerten grösseren und kleineren, sichtlich passiv fortbewegten Körper, unter denen in der Jugend Amylumkörner zahlreich vorkommen. Zur Blüthezeit sind diese nicht mehr vorhanden. Massigere derartige Körper rücken langsamer, kleinere rascher vor, ungefähr im umgekehrten Verhältnisse ihrer Massen. Bei der Fortbewegung grösserer, eckiger Körper erkennt man oft, dass ein Theil derselben aus der Oberfläche des Stranges aus strömendem Protoplasma in die Flüssigkeit der Vacuole hinein ragt. Begegnen sich solche grössere Körper in den entgegengesetzt gerichteten Strombahnen eines und desselben Protoplasmabandes, so geschieht es nicht selten, dass sie an einander stossend sich gegenseitig wirbelnde Bewegungen ertheilen. Kleine Körnchen werden unter solchen Umständen von den grösseren, entgegengesetzt laufenden bisweilen in den Gegenstrom herüber gerissen.

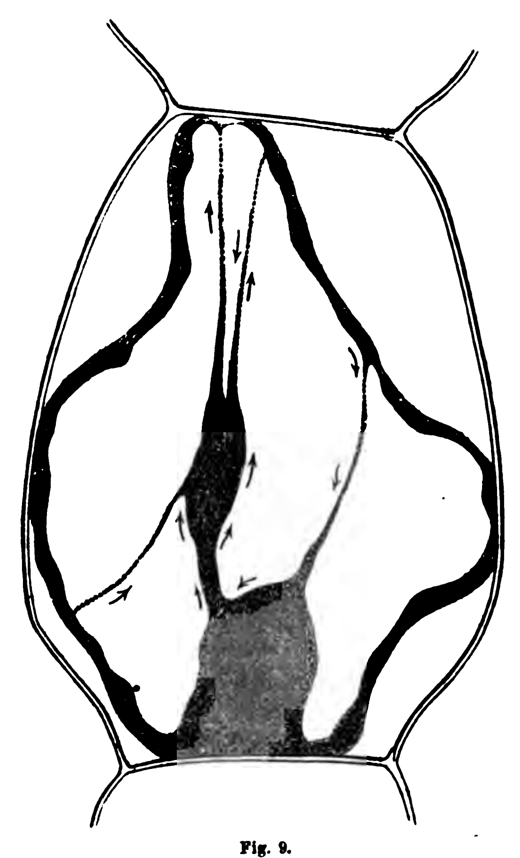


Fig. 9.

Zu der Zeit des ersten Auftretens der Strömungsbewegungen im protoplasmatischen Wandbeleg der jungen Haarzelle liegen die zahlreichen und relativ grossen Amylumkörnchen

Fig. 9. Optischer Durchschnitt einer Zelle eines mit Zuckerlösung behandelten Staubfadenhaares von Tradescantia virginica. Der protoplasmatische Wandbeleg hat sich stellenweise von der Zellhaut zurückgezogen. In den Protoplasmasträngen, welche die grosse Vacuole durchziehen, besteht Strömung. Ihre Richtung in einem gegebenen Zeitpunkte ist durch Pfeile angedeutet. In dem sehr dünnen Protoplasmastrange oben rechts rücken die Körnchen an der rechten Seite aufwärts, an der linken abwärts.

der Zelle diesem Wandbeleg der Art eingebettet, dass ein Theil ihrer Masse bis in die peripherische, an den rascher strömenden Bewegungen des Protoplasma unbetheiligte Schicht desselben reicht. Sie werden nur zeitweilig von dem sie umspülenden Strome in Bewegung gesetzt, eine Strecke weit fortgeschleppt, und gelangen dann wieder zur Ruhe. Alles Erscheinungen, welche ebenso wie das Verschmelzen vorher getrennt gewesener Stränge für die Abwesenheit membranöser Hüllen der in Bewegung begriffenen Protoplasmamassen beweisend sind.

Die Richtung der Bewegung bleibt in keiner Strombahn dauernd dieselbe. Sie setzt nach einiger Zeit in die entgegengesetzte um. Aber wie bei Tradescantia die Gestaltänderungen des Netzwerks aus Strängen strömenden Protoplasmas langsamer sind, als bei den Myxomyceten, so sind auch die Perioden um Vieles länger, in denen die Stromrichtung wechselt. Sie bleibt in derselben Bahn 10 bis 15 Minuten constant, verlangsamt sich dann sehr plötzlich, stockt während einer veränderlichen, zwischen wenigen Secunden und mehreren Minuten schwankenden Frist, um dann in die entgegengesetzte überzugehen. Die neue Stromrichtung tritt langsam ein, wird aber sehr rasch beschleunigt. Auch bei Tradescantia ist es vollkommen deutlich, dass die neue Bewegung nach rückwärts sich fortpflanzt: es werden fortschreitend Theile des momentan zur Ruhe gelangten Protoplasma in die Strömung hineingezogen, welche dem Zielpunkte derselben successiv ferner liegen.

Die Anordnung des in Bewegung begriffenen Protoplasma in den Haaren der Vegetationsorgane von Cucurbita Pepo und Ecbalium agreste folgt im Allgemeinen einem mit dem der Tradescantia übereinstimmenden Typus, nur dass in den Haaren des Kürbis die strömenden Streifen des Wandbelegs aus Protoplasma, sowie die den Innenraum der Zelle durchziehenden dickeren Stränge aus Protoplasma meist um Vieles breiter, entschiedener bandförmig sind: bisweilen so breit, dass polyedrische, mit der Inhaltsflüssigkeit der Vacuole gefüllte Räume nahezu allseitig von ihnen eingeschlossen werden. Der Zellraum ist durchsetzt von einem oft sehr complicirten Netzwerk in rascher Gestaltveränderung begriffener, nicht selten in beinahe rechten Winkeln zusammengefügter Protoplasmabänder, die während der Verschiebung ihrer Lagen und während der Veränderung ihrer Längen auch den Breitedurchmesser ändern: bisweilen zu cylindrischen Fäden sich zusammenziehend, bisweilen zu einer, fast bis an die seitlich nächsten Protoplasmabänder reichenden Platte sich verbreiternd. In der Längsachse der Zelle verlauft in der Regel ein besonders massiger, zahlreiche Aeste abgebender, platter Strang von Protoplasma, welcher den Zellenkern einschliesst. Innerhalb eines und desselben schmäleren Bandes oder der nämlichen Platte aus Protoplasma folgt die Strömung meistens während eines gegebenen Zeitabschnittes nur einer und derselben Richtung; in breiteren Protoplasmaplatten bestehen gewöhnlich Strömungen sehr verschiedener Richtung. Die Perioden der Umkehrung der Stromrichtung sind veränderlicher, als bei Tradescantia, sie schwanken zwischen 7 und 20 Minuten; die Aenderung der Anordnung und Gestalt der Protoplasmabänder um Vieles lebhafter, so dass häufig eine vollständige Verschiebung des Protoplasmanetzes eingetreten ist, bevor in einer gegebenen Platte desselben die Stromrichtung umkehrt. Die Stromgeschwindigkeit erreicht nicht völlig die Intensität derjenigen von Tradescantia (beobachtetes Maximum 0,137 M. M. in der Minute). Die dem protoplasmatischen Wandbelege der Zellen zahlreich eingelagerten Chlorophyllkörner werden öfters von der Strömung eine Strecke weit mit fortgeführt, um zeitweilig wieder zur Ruhe zu gelangen. In Folge hiervon finden sich häufig Chlorophyllkörper in und an den inneren Protoplasmabändern haftend. Bei der Fortbewegung solcher Chlorophyllkörper erkennt man mit besonderer Deutlichkeit, dass sie mit einem Theile ihrer Masse aus der Aussenfläche des Protoplasma hervorragen.

In den Zellen der grösseren Cladophoren[1]) und einiger Oedogonien findet sich die Anordnung eines Theiles des Protoplasma zu einem Maschenwerk Chlorophyllkörper einschliessender Protoplasmaplatten, die vom protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle ausgehend, den Zellraum in zahlreiche polyedrische Fächer theilen. Die Anordnung dieser Platten ist langsamen Veränderungen unterworfen. An kleineren, denselben eingelagerten Körnchen habe

1) Mitscherlich in Monatsb. Berliner Akad. 1849, Novbr.

ich sehr langsame, in kurzen (etwa 30 Secunden dauernden) Fristen rückläufig werdende Bewegungen beobachtet (so bei Cladoph. fracta).

In den zahlreichsten Fällen sind die Stränge und Bänder in Bewegung begriffenen Protoplasmas sämmtlich dem protoplasmatischen Wandbelege der Zelle angeschmiegt. Sie ragen leistenartig, nur wenig in den Raum der Vacuole vor. So z. B. für gewöhnlich in den Brennhaaren von Urtica (doch enthalten diese bisweilen auch axile Stränge strömenden Protoplasmas), in den Haaren des Griffels der Arten von Campanula, in Pilzfäden, in den Zellen junger Vorkeime und Embryonen von Funkia coerulea. Wo die Zelle nach einer Richtung hin vorzugsweise ausgedehnt ist, da ist die grosse Mehrzahl der Ströme dem grössten Durchmesser der Zelle parallel oder in spitzen Winkeln gegen ihn geneigt, und häufig — so bei besonders langgestreckten Zellen — ist die Strömung in der einen Längshälfte der Zelle gegen das eine, in der anderen gegen das andere Ende der Zelle gerichtet. So z. B. in dem sehr langgestreckt spindelförmigen Pollen der Zostera marina.[1]) Es lassen sich zwei an der Wand der Pollenzelle angeschmiegte Hauptströme des Protoplasma unterscheiden; ein auf- und ein absteigender. »Die sich bewegende Masse spaltet sich hier und da in mehrere, bald sich wieder vereinigende Arme, zwischen denen inselartige Räume ruhender, durchsichtigerer Flüssigkeit bleiben.«[2]) Ein ähnliches Verhalten zeigt das strömende Protoplasma in jungen (noch nicht zur Schwärmsporenbildung sich anschickenden) Fäden von Saprolegnia und Achlya, in jüngern Fadenzellen von Mucor Mucedo und andern Fadenpilzen; sowie bei sehr geringer Breite und langgezogener Form der von den Verästelungen eines jeden der Hauptströme eingeschlossenen Räume, die (von Amici aufgefundene) Strömung des Protoplasma in den Zellen der Narbenpapillen und im Pollenschlauche vieler Pflanzen. »Der Kreislauf einer Flüssigkeit im Pollenschlauche zeigt sich bei einer grossen Zahl von Pflanzen, z. B. der Bohne, Wicke, Hibiscus Trionum, Gladiolus communis; — besonders leicht zu beobachten und besonders lebhaft ist der Kreislauf bei Yucca und bei Hibiscus syriacus. Das bequemste Verfahren bei der Beobachtung ist folgendes. Man schneide aus der bei Sonnenschein eine Stunde zuvor bestäubten Narbe von Yucca eine nicht zu dünne Lamelle, lege diese (ohne Wasser zuzufügen) zwischen zwei Glasplatten, bringe sie unter das Mikroskop und unterwerfe sie vorsichtiger Quetschung, bis sie hinreichend durchsichtig ist, um die Pollenschläuche erkennen zu lassen. Die Mehrzahl derselben wird durch die Quetschung desorganisirt, aber nicht sämmtliche. Vorzüglich die dem Rande des Schnittes nächsten zeigen mehrere Stunden lang den Kreislauf. Bei Hibiscus syriacus genügt es, die ganze Narbe zwischen zwei Glasplatten zu bringen und leicht zu quetschen. Die an den Rändern des Präparats gelegenen Pollenkörner zeigen dann häufig den Narbenpapillen entlang gewachsene Pollenschläuche, in deren einigen man den Kreislauf bemerken wird; — bisweilen in zweien oder dreien Pollenschläuchen die aus demselben Pollenkorn hervorgehen.«[3]) Ob die von Max Schultze erwähnte (Müller's Archiv 1858, p. 334) Strömung der Wand entlang verlaufender paralleler Protoplasmastränge in den cylindrischen, an beiden Enden zugespitzten Zellen der Arten von Rhizohrleina (Diatomacee) gleichfalls hieher gehört, ist noch zu untersuchen; der Entdecker giebt nicht an, ob die Strömung, welche nicht selten auch die blass ockergelben Phytochromkörper mit fortführt, von constanter oder wechselnder Richtung ist.

Das letzterwähnte Vorkommen bildet den Uebergang von dem Fliessen des Protoplasmas in Strömen von veränderlicher Form und Richtung zu dem in gleichbleibender, in sich selbst zurücklaufender Bahn und nach stetig derselben, durch die Gestaltung der Pflanze fest bestimmten Richtung, einer Richtung, die stets

1) Entdeckt von Fritzsche (üb. d. Pollen, Abdr. aus der Mém. de l'acad. d. S. Petersb., 1837, 56), welcher die Erscheinung nicht völlig zutreffend mit der Protoplasmaströmung in den Wurzelhaaren von Chara vergleicht.

2) Hofmeister in Bot. Zeit. 1852, 127; Tf. III. f. 15.

3) Amici in Ann. sc. nat. Bot. 1. Série, 21, 1830, p. 329.

dem grössten Durchmesser der Zelle gleichsinnig, bei Vorwiegen keiner der drei Dimensionen der Zelle dem Längenwachsthum des Pflanzentheils gleichsinnig ist, welchem die Zelle angehört. Auch diese Form der Protoplasmaströmung kommt vor in den zwei Modificationen, einestheils des Laufes der Protoplasmaströme frei durch den Zellraum (so bei der einen, aufsteigenden Richtung des Stromes in den Endospermzellen von Ceratophyllum), und anderntheils der Angeschmiegtheit des strömenden Protoplasmas an eine dünne, die Zellhaut auskleidende relativ ruhende Protoplasmaschicht (so bei den Characeen, den Hydrochariden und einigen anderen Wasserpflanzen).

Schon die ersten zwei oder drei Zellen des Endosperms von Ceratophyllum demersum füllen den Embryosack, mit Ausnahme des von dem jungen, wenigzelligen Embryo eingenommenen Raumes, völlig aus, ohne dass jedoch ihre Aussenwände mit der Innenfläche des Embryosacks fest verwachsen. Die zusammenhängende Masse der Endospermzellen lässt sich jetzt, wie auch auf allen späteren Entwickelungszuständen, mit Leichtigkeit unverletzt aus dem Embryosacke herausnehmen. Bis zu der Zeit, da das Endosperm durch wiederholte Theilung seiner dem Embryo nächsten Zellen, die Vollzahl seiner Zellen erreicht hat, bildet das Protoplasma in sämmtlichen Zellen, auch das bewegliche in den grossen, sich nicht mehr theilenden, dem Chalazaende des Sackes nächsten, einige wenige, schwach verzweigte, von einer um den verschiedenartig gelegenen Zellenkern gesammelten Anhäufung ausstrahlende, dem dünnen Wandbeleg aus ruhendem Protoplasma angeschmiegte, anastomosirende Bänder. Dieses Verhältniss erhält sich in der Gruppe kleinerer, parenchymatisch vereinigter Zellen, welche den jungen Embryo zunächst umgiebt. In den wenigen grösseren, zu einer einfachen Reihe geordneten Zellen dagegen, welche die Hauptmasse des Endosperms ausmachen, ordnet sich das strömende Protoplasma zu einer Anzahl paralleler oder nahezu paralleler Strömchen in der Achse der Zelle, welche später zu einem einzigen dicken Strange zusammentreten. Die Stromrichtung ist in diesen Protoplasmasträngen constant gegen das Chalazaende des Embryosackes (da das Eichen hängend und atrop ist, also aufwärts) gerichtet. An der Querwand angelangt, welche die Zelle von ihrer Nachbarzelle trennt, theilt sich der Protoplasmastrom in eine grosse Zahl feiner, paralleler, selten anastomosirender Strömchen, welche an der Innenwand der Zelle zurück (abwärts) laufen, und im Mittelpunkte der (unteren) Querwand der Zelle zum aufsteigenden axilen Strome wieder zusammentreten. Auf dem Scheitel des axilen Stranges, da wo derselbe in die an der Innenwand der Zelle abwärts gleitenden Ströme sich theilt, schwebt der Kern der Zelle.[1])

Die kreisende, in sich selbst zurücklaufende Strömung einer der Zellwand angeschmiegten Schicht aus Protoplasma zeigen am deutlichsten die Wurzelhaare der Hydrocharis morsus ranae: einfache (nicht durch Scheidewände getheilte) papillöse Ausstülpungen der Aussenwände der Epidermiszellen der Wurzel, von cylindrischer Form mit paraboloïdisch zugerundetem Ende; einem Querdurchmesser von bis zu 0,06 M. M., einer Länge von bis 10 M. M. In der Jugend enthält das Wurzelhaar innerhalb eines dicken, ruhenden Wandbelegs aus Protoplasma eine axile, längliche Vacuole. Hat die Länge des Haares etwa das fünffache des Querdurchmessers erreicht, so beginnt in dem protoplasmatischen Wandbeleg, mit Ausnahme der äussersten, der Zellhaut anliegenden Schicht und des die gewölbte Spitze des hier noch in die Länge wachsenden Wurzelhaares ausfüllenden Theiles desselben die kreisende Bewegung. In der einen Längshälfte der Zelle, und zwar stets in der der Wurzelspitze zugewendeten, strömt das stark lichtbrechende, zahlreiche grössere und kleinere feste Körper enthaltende, bewegliche Protoplasma gegen die Spitze des Haares. Da die Wurzelhaare schwach nach unten geneigt der senkrecht ins Wasser herabhängenden Wurzel ansitzen, somit in der unteren Längshälfte des Haares nach abwärts. In der entgegengesetzten oberen Hälfte der Zelle fliesst das Protoplasma nach aufwärts und gegen die Wurzel hin. Die in entgegengesetzter Richtung

1) Schleiden in Linnaea 1837, p. 527.

laufenden Ströme gränzen unmittelbar an einander. Werden grössere, dem Protoplasma eingebettete, von der Strömung passiv mitgeführte Körper dem Rande der einen Strombahn soweit genähert, dass ein Theil ihrer Masse in die andere Strombahn hinein ragt, so werden derartige Körper in wirbelnde Bewegung versetzt. Der Kern der Zelle wird von dem beweglichen Protoplasma der Wand derselben entlang mit fortgeführt; meist in gleitender, seltener in rollender und dann erheblich verlangsamter Bewegung. Er wird ziemlich frühe verflüssigt. Die Strombahnen sind im jungen Wurzelhaare streng geradlinig, der Längsachse desselben genau parallel. Später, nach starkem Längenwachsthum der Zelle, erscheinen die unter sich parallel bleibenden Strombahnen gegen die Achse des Wurzelhaares mässig, in Winkeln von etwa 15°, geneigt, so dass eine jede in der Zelle mehrere, bis zu fünf, schraubenlinige Umgänge macht[1]). In der heranwachsenden Zelle vermindert sich mehr und mehr das Lichtbrechungsvermögen des strömenden Protoplasmas, wie sein Gehalt an körnigen Bildungen.[2]) Nicht selten werden einzelne Parthieen des Protoplasmas unbeweglich, und ballen sich zu rundlichen Massen. Sie werden dann, gleich dem Kern der jugendlichen Zellen, vom strömenden Protoplasma passiv mit fortgeführt; und zwar um so langsamer, je grösser ihre Masse ist. Ihr Fortrücken ist in der Regel gleitend: nur dann rollend wenn sie sehr weit in den Raum der Vacuole hinein ragen; und in diesem Falle sehr langsam. In den ausgewachsenen Haaren strömt auch die Schicht des beweglichen Protoplasma, welche die Endwölbung der Spitze des Haares auskleidet. Eine rotirende Strömung des Protoplasma, ganz übereinstimmend mit der eben beschriebenen, findet sich in den Wurzelhaaren der nahe verwandten Stratiotes aloides.[3]) In den gestreckten, chlorophyllhaltigen Zellen des inneren Gewebes der Blätter der Vallisneria spiralis[4]) ist ein dünner Wandbeleg aus Protoplasma in kreisender, derjenigen der Wurzelhaare der Hydrocharis ähnlichen Strömung begriffen, welche den Kern der Zelle, bisweilen auch sphäroïdische Massen ruhenden Protoplasmas, und sämmtliche Chlorophyllkörper in gleitender Bewegung mit sich führt. Zuweilen vereinigen sich Parthieen des passiv fortgeführten Protoplasmas mit einer Anzahl Chlorophyllkörperchen zu grösseren, sphäroïdischen Klumpen, die dann in langsamer, wälzender Bewegung vom Protoplasmastrome fortgeschleppt werden: nicht selten in den Ecken der Zelle längere Zeit hängen bleibend um die eigene Achse rotiren.[5]) Das Lichtbrechungsvermögen des strömenden Protoplasma unterscheidet sich nur wenig von dem der Inhaltsflüssigkeit des Mittelraumes der Zelle. Die Gränze beider ist unter gewöhnlichen Verhältnissen schwer zu erkennen; leichter wenn der gesammte Inhalt der Zelle durch Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen zum Rückzug von der Zellwandung gebracht worden ist (§ 10). Die Strombahn ist in der Regel dem Längsdurchmesser der Zelle parallel; selten schwach gegen ihn geneigt. In den Zellen der plattenförmigen Hauptmassen chlorophyllhaltigen Gewebes, welche den beiden Flächen des Blattes parallel sind, ist die Strömungsbahn zu diesen Flächen rechtwinklig; in den Zellen, welche die zur Blattfläche senkrechten Längsscheidewände der Luftlücken des Blattes darstellen, der Blattfläche parallel.[6])

Eine kreisende Bewegung des Wandbelegs aus Protoplasma, dessen Strömung die

---

1) Meyen, Pflanzenphysiol. II, p. 236.

2) Bei Anwendung unvollkommener Mikroskope wird dann die zusammenhängende Schicht rotirenden Protoplasmas leicht übersehen. Vergl. Meyen, l. c.: »in erwachsenen Zellen bestehen die rotirenden Massen aus äusserst kleinen Kügelchen und mehr oder weniger grossen und unregelmässig geformten wolkenartigen Schleimmassen, welche einzeln in dem wasserhellen Zelleninhalte umher schwimmen, während in den jungen Haaren alle diese Massen noch zusammenhängend waren.« Die modernen Objectivsysteme lassen auch in den ältesten, ausgewachsenen Wurzelhaaren das bewegliche Protoplasma als zusammenhängende, wenn auch sehr dünne, Schicht erkennen.

3) Meyen, anatom. physiol. Unters. üb. d. Inhalt d. Pflanzenzellen, Berlin 1828; und dessen Phytotomie, Berlin 1830, p. 183.

4) Meyen in Linnaea, 2, 1827, p. 636. — 5) Meyen, Phytotomie, p. 181. — 6) Meyen, Pflanzenphysiol. II, p. 231, 233.

Chlorophyllkörper und sonstige feste Gebilde des Zelleninhalts mit sich führt, findet sich ferner in den grünen Theilen der Najas minor[1]) und major[2]), Hydrocharis morsus ranae[3]), bei Stratiotes aloïdes[4]), bei Ceratophyllum demersum[5]), bei Potamogeton filiformis[6]) und andern Arten der Gattung, bei Zannichellia palustris[7]). In allen diesen Fällen ist sie langsamer, als die von Vallisneria. Die nämliche Erscheinung giebt Meyen[8]) für Wurzelhaare vieler Landpflanzen an, so namentlich für Impatiens Balsamina, Vicia Faba, Pharbitis hispida, Cucumis, Cucurbita, Ranunculus sceleratus, Marchantia polymorpha. Es ist mir nicht gelungen, diese Beobachtungen zu wiederholen; auch nicht an Landpflanzen, die nach Sachs' Methode in wässerigen Lösungen gezogen worden waren. Ebenso habe ich in den Zellen des Fruchtstiels von Jungermannieen stets vergebens nach der von Meyen[9]) angegebenen kreisenden Saftbewegung gesucht; auch in solchen Fällen, wo wie bei Jungermannia divaricata die höchst einfache Structur und die grosse Durchsichtigkeit des Fruchtstiels der Beobachtung die günstigsten Bedingungen bieten.

Die kreisende Strömung beweglichen Protoplasmas in den Zellen der Charen[10]) stimmt in Lauf und Anordnung überein mit derjenigen der Hydrocharideen, von der sie sich indess durch grössere Dicke der der Zellhaut nächsten Schicht ruhenden Protoplasmas unterscheidet. Dieser ruhenden Schicht sind die Chlorophyllkörper eingelagert, die somit an der Bewegung sich nicht betheiligen. — Die Bewegung des Protoplasma wird in jugendlichen Zellen erst einige Zeit nach dem Auftreten der grossen, axilen Vacuole sichtbar, welche Vacuole in den gestreckteren Zellen in der Regel durch das Zusammentreten mehrerer kleiner, kugeliger Vacuolen gebildet wird. In der Internodialzelle des Stängels beginnt die Strömung, wenn die ursprünglich linsenförmige Zelle zu einem Cylinder von etwa fünfmal grösserem Längs- als Querdurchmesser heran gewachsen ist; in den Internodialzellen der Blätter berindeter Charen, wenn diese — ursprünglich ebenfalls linsenförmigen — Zellen Kugelgestalt erlangt haben. Die strömende Schicht ist bei Eintritt der Bewegung verhältnissmässig dick; ihre Bewegung langsam, ihre der Vacuolenflüssigkeit angränzende Fläche durch fortschreitende wellenförmige Erhebungen uneben. Die Strombahn ist der Achse der Zelle genau parallel, geradläufig. In den cylindrischen Zellen steigt sie an der einen Hälfte der Seitenfläche der Zelle empor, an der anderen herab; in den kugeligen ebenso, indem hier für ihre Richtung die Längsachse des Blattes maassgebend ist. Die auf- und die absteigende Hälfte der Strombahn sind durch eine dünne, auf der Innenwand der Zelle senkrechte Schicht des protoplasmatischen Wandbelegs (Indifferenzschicht) getrennt, die in kugeligen Zellen Kreisform hat. Der Kern der Zelle, welcher wenig später sich verflüssigt, wird von der Strömung im Kreise mit herum geführt. Erst nach Eintritt der Strömung beginnt die Bildung von Chlorophyllkörpern innerhalb der peripherischsten, ruhenden Schicht des protoplasmatischen Wandbeleges. Diese entstehen über die ganze Fläche der ruhenden Schicht in ungefähr gleichweiten Abständen verstreut, mit Ausnahme der Berührungsfläche derselben mit der Indifferenzschicht des strömenden Protoplasma. Hier bleibt ein Längsstreif der Zellwand frei von den ihrer Innenseite anliegenden Chlorophyllkörpern (Indifferenzstreifen). Der Verlauf dieser Streifen giebt mit aller Schärfe die Richtung des auf- und des absteigenden Stromes fliessenden Protoplasmas an. Wie bei ihrer Entstehung, bleiben die Chlorophyllkörper auch fernerhin von der Bewegung des Protoplasmas unergriffen, das an der Innenfläche der Protoplasmaschicht hinströmt, welcher sie eingelagert sind. Während des in beträchtlichem Maasse nach Entstehung der Chlorophyllkörper fortdauernden Längenwachsthums der Zellen vermehren jene sich durch oft wiederholte Quertheilung. In Folge dieses Vorganges erscheinen sie in parallele Längsreihen geordnet. Während des Längenwachsthums der Zelle erfährt deren Haut

---

1) Amici in Mem. di mat. e fisica d. Soc. italiana, 19, 1823. — 2) Horkel in Meyen, Phytot. p. 178. — 3) Meyen in Linnaea, 2, 1827, p. 636. — 4) Meyen in N. A. A. C. L. v. 13. p. 2. — 5) Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108 Anm. — 6) Meyen, Phytot. p. 182. — 7) Meyen in Ann. sc. nat. 2. Sér. 4, 1835, p. 257. — 8) Ann. sc. nat. a. a. O. — 9) Bewegung d. Säfte, Berlin 1834, p. 8. —

10) Die seit längster Zeit bekannte Bewegung des Protoplasma, entdeckt 1772 vom Abbate Corti. Osserv. microsc. sulla Tremella e sulla circulaz. in una pianta acquajuola, Lucca 1774.

eine Drehung um die Achse der Zelle, normaler Weise eine Linksdrehung. An dieser Torsion betheiligt sich die chlorophyllführende ruhende Protoplasmaschicht sowohl, als auch die Bahn des strömenden. In älteren Zellen sind die Reihen von Chlorophyllkörpern, sowie die Strombahnen schraubenlinig, linksumläufig. Das Maass der Torsion ist nach der Länge der Zellen verschieden. In den längsten steigt es bis auf drei volle Umläufe.

Während des Wachsthums der Zelle wird, mit der Zunahme ihres Längs- und Querdurchmessers, die Dicke der Schicht strömenden Protoplasmas immer geringer, die Schnelligkeit der Strömung immer beträchtlicher. Aus dem strömenden Protoplasma scheiden sich Parthieen bewegungsloser, festerer Substanz von bestimmten Formen aus: glatte, und in noch grösserer Zahl mit weichen Stacheln besetzte Kugeln[1]). Zunächst werden diese starren Gebilde sämmtlich von der Strömung des Protoplasma passiv mit fortgeführt, um so langsamer, je umfangreicher sie sind, im Allgemeinen in gleitender, bei besonders grossem Volumen, oder beim Zusammenhaften mehrer auch in überstürzender, rollender Bewegung. Bald tritt ein Zeitpunkt ein, zu welchem zunächst einzelne, dann mehrere dieser Körper, der Schwere folgend, aus dem strömenden Protoplasma heraus in die Vacuolenflüssigkeit dann herab sinken, wenn die Strombahn horizontal oder schwach geneigt über der Vacuole hingeht. Aus dem Verhalten der in die grosse Vacuole eingetretenen festen Gebilde wird ersichtlich, dass auch deren Flüssigkeit in einer, mit der des strömenden Protoplasma gleichsinnigen Bewegung begriffen ist; — ein Verhältniss, welches aus der Reibung der in constanter Richtung strömenden Protoplasmaschicht an der ihr angränzenden Vacuolenflüssigkeit mit Nothwendigkeit folgt. Die Reibung ist um so beträchtlicher, als die Vacuolenflüssigkeit eine ziemlich dichte Substanz ist, stärker lichtbrechend, weit minder leichtflüssig als Wasser, wie man leicht erkennt, wenn man unter dem Mikroskop ihren Austritt aus zerschnittenen Zellen von Nitellen beobachtet. Die kreisende Bewegung der Vacuolenflüssigkeit ist, entsprechend dem Umstande, dass sie den Anstoss von der Peripherie her empfängt, dicht an der Achse auch der langgestreckt cylindrischen Zellen, also bei geradliniger Bewegung, um Vieles langsamer als in der Nähe der Schicht fliessenden Protoplasmas. Der Theil der Vacuolenflüssigkeit, welcher in eine durch die beiden Indifferenzstreifen der chlorophyllhaltigen wandständigen Protoplasmaschicht gelegte Ebene fällt, ist bewegungslos, stellt eine die Zelle längs durchsetzende Indifferenzschicht dar.

Die von dem strömenden Protoplasma passiv fortgeführten Wimperkörperchen und Kugeln gelangen, wenn sie der Schwere folgend in die Vacuolenflüssigkeit herabsinken, zunächst in eine ziemlich rasch rotirende Schicht derselben, und ihre Bewegung wird vorerst nur wenig verlangsamt. Dafern aber der Körper nicht bald an einer Umlenkungsstelle der Strömung ankommt, sinkt er tiefer gegen die Achse der Zelle hin, in immer langsamer rotirende Schichten der Vacuolenflüssigkeit, bis er endlich die Indifferenzschicht derselben erreicht und seine Bewegung in Richtung des an der nach oben gekehrten Wand der Zelle hinlaufenden Stromes endet. Dann sinkt er noch tiefer; er tritt in die langsamst bewegten Schichten in entgegengesetzter Richtung rotirender Vacuolenflüssigkeit der unteren Längshälfte der Zelle, und folgt deren Strömung. Immer tiefer sinkend, geräth er in immer rascher fliessende Vacuolenflüssigkeit, endlich (dafern die Zelle lang genug) bis in die der unteren Zellenwand angeschmiegte Schicht strömenden Protoplasmas, welche ihn in raschester Bewegung wieder nach der oberen Wand der Zelle führt, wo dasselbe Spiel von neuem beginnt. — In irgend längeren Zellen von Nitellen legt, bei horizontaler Lage derselben (auf dem Objectträger z. B.) ein grösseres Wimperkörperchen nie die ganze Länge der Zelle in der nämlichen Strombahn zurück. Alle die passiv mitgeschleppten Körper beschreiben kürzere Bahnen, und häufen sich nahe dem Ende der Zelle, von welchem der an der unteren Wand hinlaufende Strom zur oberen Wand umbiegt, um an dieser horizontal weiter zu verlaufen.[2]) Nicht selten haftet eine Anzahl von Wimperkörpern und Kugeln zu grösseren Klumpen aneinander. Begegnen sich solche

1) Nägeli, Ztschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, 1846, p. 107; Wimperkörperchen; Göppert u. Cohn, in Bot. Zeit. 1849, p. 700. — 2) Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. II, Lpzg. 1860, p. 67.

in entgegengesetzter Richtung fortgewälzte Klumpen, so kann eine völlige Verstopfung des Lumen der Zelle zu Stande kommen: die Bildung einer unregelmässigen, aus dicht zusammengedrängten und verklebten ruhenden Massen bestehenden Scheidewand. Dann gestaltet sich in jeder der durch diese Scheidewand getrennten Hälften der Zelle ein besonderer, in sich selbst zurück laufender, kreisender Protoplasmastrom.[1]) Bei vorschreitendem Alter und Volumen der Zellen wird die Schicht strömenden Protoplasmas sehr dünn, ihr Lichtbrechungsvermögen dem der Vacuolenflüssigkeit ähnlich, so dass beide in der lebendigen Zelle durch die directe Beobachtung um so weniger mit Sicherheit unterschieden werden können, als bei dem bedeutenden Umfang und dem reichen Chlorophyllgehalt älterer Zellen es kaum möglich ist, ein deutliches Bild durch Einstellung des Mikroskops auf den Durchschnitt der Zelle zu erlangen. Nägeli ist zu der Ansicht gelangt, dass das anfangs homogene Protoplasma endlich ganz und gar in Körner und Kugeln zerfalle, so dass dasselbe zuletzt ganz verschwunden sei und frei schwimmende Körner und Kugeln an seine Stelle getreten seien. Man sehe nicht mehr einen ununterbrochenen Protoplasmastrom, sondern einzelne isolirte grössere und kleinere, auf der Wandung hingleitende Protoplasmamassen von verschiedener Gestalt neben jenen frei schwimmenden Körpern.[2]) Zellen, welche dieses Bild darboten, zeigten mir in allen Fällen nach mehrtägigem Liegen in absolutem Alkohol und dadurch bewirkter Entfärbung des Chlorophylls eine der Innenfläche der chlorophyllhaltigen Schicht angeschmiegte Lage einer feinkörnigen Substanz, nach Innen hin wohl abgegränzt, von durch Einwirkung von Alkohol geronnenem Protoplasma nicht zu unterscheiden. Auch sieht man beim Durchschneiden lebender alter Nitellenzellen unter dem Mikroskope, nach dem rapiden Hervortreten der schleimig-körnigen Vacuolenflüssigkeit aus dem Mittelraume der Zelle, nicht selten an den Innenwänden derselben zusammenhängende, im Wasser sich abrundende Massen eines fast glasartig durchsichtigen Protoplasmas hervortreten. Diese beiden Beobachtungen genügen mir, die Strömung in den alten Charenzellen mit den Bewegungserscheinungen anderen Protoplasmas zu identificiren.

Eine Circulation des Protoplasma, der in den Zellen der Stängel und Blätter stattfindenden ganz ähnlich, geht auch in den Wurzelhaaren der Characeen vor sich, welche als Sprossungen tafelförmiger Zellen des Stängelknoten zu langgliedrigen Zellreihen sich entwickeln. Diese Wurzelhaare sind chlorophylllos; die Strömung des Protoplasmas ist deshalb mit weit grösserer Klarheit in ihnen sichtbar, als in Stängeln und Blättern. Auch in den ältesten Wurzelhaaren ist das kreisende Protoplasma eine zusammenhängende Schicht.

In allen Theilen der Characeen ist die Richtung der Protoplasmaströme eine durch den allgemeinen Aufbau der Pflanze fest bestimmte. In den internodialen Zellen des Stängels liegt der aufsteigende Strom stets nach der Seite des erst entstandenen Blattes des nächst oberen Quirles der (successiv auftretenden) Blätter. Da die Blattquirle in der Weise alterniren, dass das erste Blatt jedes neuen Quirls um eine halbe Interfoliardistanz seitlich von dem ersten Blatt des nächstunteren abweicht, und da die Richtung dieser seitlichen Abweichung am nämlichen Sprosse in der Regel dieselbe (links) bleibt, so stehen die Indifferenzebenen auf einander folgender internodialer Stängelzellen in eine links umläufige Schraube geordnet. In den Gliederzellen der Blätter und der Wurzeln ist die (zur Indifferenzebene senkrechte) Strömungsebene radial zum Stängel; in den Blättern an der dem Stängel abgewendeten Seite aufsteigend, in den schräg abwärts gerichteten Wurzeln an der nämlichen Seite absteigend.[3])

Die Aenderungen der allgemeinen Gestaltung und des Ortes in Zellen eingeschlossenen beweglichen Protoplasmas mit nicht stabiler Bahn und Richtung der Ströme stimmen in der Art und Weise ihres Zustandekommens mit denen der Plasmodien von Myxomyceten wesentlich überein. Neue, den Zellraum durchsetzende Stränge treten auf (bei Tradescantia virginica und bei

---

1) Meyen in Linnaea, 2, 1827, p. 66. — 2) A. a. O. p. 60. — 3) A. Braun in Monatsb. Berl. Akad. 1852. 17. Mai, woselbst weitere Einzelnheiten.

Ecbalium agreste) als kurze Hervorragungen der dickeren Streifen des Wandbeleges oder bereits vorhandener Stränge. Diese Hervorragungen sind meist von Keulenform; ihr freies Ende ist merklich verdickt. Sie bestehen zunächst nur aus hyaliner, körnchenloser Substanz; erst nachdem sie eine gewisse Länge erreichten, treten die dem Protoplasma eingelagerten körnigen Bildungen mit in sie ein. Häufig werden solche neu gebildete Fortsätze wieder eingezogen. Andere aber verlängern sich; oft mit überraschender Schnelligkeit (in einem Falle, bei Ecbalium agreste, in 21 Secunden um 0,08 M. M.), bis sie auf andere Theile des Protoplasmanetzes treffen und mit diesen verschmelzen, Anastomosen bildend. — Wenn bestehende Bänder und Stränge des Protoplasmanetzes in dessen Masse wieder eingezogen werden, so fliesst zunächst der grösste Theil der Substanz derselben nach einer, oder auch nach beiden Seiten hin in benachbarte Theile des Netzes ab. Der Strang wird rasch dünner, hyaliner, reisst endlich durch, und seine Stücke ziehen sich in die glatt werdende Oberfläche der benachbarten Stränge oder Bänder zurück, mit diesen verfliessend.

Die Ruhe der peripherischen, der Innenfläche der Zellhaut unmittelbar anliegenden Schicht des protoplasmatischen Inhalts solcher Zellen, welche strömendes Protoplasma enthalten, ist in sehr vielen Fällen nur eine relative. Es finden auch in dieser Schicht Ortsveränderungen statt; nur sind sie meist so langsam, dass sie während kurzer Dauer der Beobachtung nicht wahrgenommen werden können. Eine solche langsame Wanderung des Protoplasma, auch desjenigen des relativ ruhenden Wandbelegs, kommt allen den Algen und Pilzen zu, deren Vegetationsorgane röhrenförmige Zellen mit unbegränztem Wachsthum der Spitzen sind: den Siphoneen, Saprolegnieen und Verwandten; und in allen, irgend grössere Länge erlangenden Pollenschläuchen. Die älteren, hinteren Theile derselben werden endlich vom Protoplasma völlig entleert. Nachdem die innere Masse des Protoplasma schon früher nach der wachsenden Spitze der fadenförmigen Zellen hin sich begab, zieht endlich auch der Wandbeleg von der Innenfläche der Zellhaut sich zurück, sein Volumen verkleinernd, und rückt nach derselben Richtung hin weiter. Aeltere Theile der Fäden von Vaucheria, Saprolegnia, Pilobolus werden so allmälig protoplasmaleer. Diese Bewegungen gehen bei der Fruchtbildung derartiger Gewächse mit grösserer Energie vor sich.

Diese Windung des inneren, beweglicheren Protoplasma wird oft direct sichtbar: so bei Anlegung der Schwärmsporen von Vaucheria in dem Fortrücken der zahlreichen Chlorophyllkörper, welche dem Protoplasma eingelagert sind; in der raschen Anhäufung des Protoplasma in den zu Sporangien sich umbildenden Fadenenden der Saprolegnia ferax (während welcher Anhäufung auch noch stellenweise rückwärts gerichtete Strömungen des leichtest beweglichen Protoplasmas eintreten,[1]) bei Pilobolus crystallinus in der strömenden Bewegung von constanter, gegen die Spitze der Zelle gewendeter Richtung in Strängen körnigen Protoplasmas, welche sowohl dem Wandbeleg entlang, als auch durch die Intracellularflüssigkeit verlaufen[2]), bei dem Austritt des Protoplasma unmittelbar vor Bildung der Schwärmsporen aus dem Theile der Zellen des Pythium entophytum, der über die Aussenfläche der primordialen Zygosporen von Spirogyren hervorragt, in welcher jenes Pflänzchen schmarozt[3]), und bei Pythium reptans bei dem Einströmen des Protoplasmas in die kugelig anschwellende Anlage der Mutterzelle der

1) Pringsheim in N. A. A. C. L. N. C., 23, 1, p. 400. — 2) Cohn in N. A. A. C. L. N. C, 23, 1, p. 509. — 3) Pringsheim in dessen Jahrbüchern 1, p. 289.

Schwärmsporen[1]). Bei Pythium entleert sich dabei der Tragfaden des Sporangium, die ganze benachbarte Gegend der vegetativen Zelle der Pflanze vollständig seines Protoplasma[2]); bei Vaucheria, Saprolegnia und Pilobolus findet die Wanderung des Wandbelegs des Protoplasma nach dem Orte der Fruchtbildung hin nur in der am weitesten rückwärts davon gelegenen Gegend der vegetativen Zellen statt, und tritt nicht immer ein.

Eine langsame Ortsveränderung des Protoplasma, eine allmälige Verminderung und in vielen Fällen ein völliges Verschwinden desselben aus den Zellen der Theile der Pflanze, welche aus dem Knospenzustande heraustretend die letzte Streckung und Dehnung ihrer Zellen erfahren, und eine damit Hand in Hand gehende Anhäufung des Protoplasmas an den Stellen der Anlegung neuer Zellen und Gewebe; — diese Wanderung des Protoplasmas ist eine allen complicirter gebauten Gewächsen allgemein zukommende Erscheinung. Sie unterscheidet sich von der innerhalb continuirlicher Räume langgestreckter Zellen stattfindenden zwar dadurch, dass das Protoplasma während seines Fortrückens durch feste Zellhäute hindurch zu treten hat. Wo aber ihr Weg durch langgestreckte Zellen geht, da ist die Betheiligung auch der äussersten, mindest beweglichen Schicht des protoplasmatischen Zelleninhaltes an derselben der mikroskopischen Beobachtung direct zugänglich. So z. B. in den zu grosser Länge sich streckenden hintersten, ältesten Zellen der Embryoträger von Coniferen, Rhinanthaceen und Campanulaceen.

Bringt man zur Zeit der beginnenden Anlegung des Embryokügelchens von Pinus sylvestris und anderen Arten der Gattung, von Taxus baccata, Juniperus communis, Thuja orientalis den Inhalt der sehr langgestreckten hintersten Zellen der Embryoträger durch wasserentziehende Mittel zur Contraction, so sieht man, dass die hinteren Enden dieser Zellen des protoplasmatischen Wandbeleges völlig entbehren, der auf wenig früheren Entwickelungsstufen sie auskleidete. Nur in ihren vorderen, den kürzeren Zellen die allmälig in die des Gewebes des Embryokügelchens übergehen, angränzenden Theilen ist der zusammengezogene Wandbeleg sichtbar. In den Enden der Zelle ist er am dicksten; wird nach hinten zu immer dünner und schliesst endlich, geschlossene Schlauchform einhaltend, aber zu einer unmessbar dicken, kaum wahrnehmbaren Schicht von protoplasmatischer Substanz verdünnt, von den protoplasmaleeren hinteren viel längeren Theilen der Zellen sich ab. Das gleiche Verhältniss findet sich in der langgestreckten obersten Zelle des Embryoträgers von Pedicularis sylvatica, Veronica triphyllos, Loasa tricolor; und höchst anschaulich tritt es bei den Campanulaceen hervor, deren Embryoträger in der obersten ihrer cylindrischen Zellen im Zeitpunkte der Anlegung des Embryokügelchens nur wässerige Flüssigkeit enthalten.[3])

Raschere Ortsveränderungen der peripherischen, mindest beweglichen Schicht protoplasmatischen Zelleninhaltes sind nur wenige bekannt. Ein sicheres Beispiel bieten bisweilen Sporenmutterzellen von Phascum cuspidatum, deren kugelige Membranen bei Wasseraufnahme durch rasche Ausdehnung in Richtung der Tangenten die Zellhöhlung auf das Doppelte des Durchmessers des kugeligen protoplasmatischen Inhalts vergrösserten. Ich sah, in einem Falle, dass dieser kugelförmige Inhalt, der zuerst frei im Innern der Zellhaut schwebte, nach einiger Zeit derselben sich näherte, sich ihr anschmiegte, indem er die Gestalt eines Meniskus mit quer verlaufender seichter Einbuchtung der concaven Fläche annahm, und nun, an der Innenfläche der Zellhaut hingleitend, eine Bewegung von kreisförmiger Bahn begann, deren Mittelpunkt mit dem der Zellhöhle zusammen fiel.[4]) Nach der sogenannten Einkapselung (Encystirung) der Schwärmer von Euglena sanguinea — nach der Umkleidung der zur Kugel sich zusammenziehenden und rundenden Schwärmspore mit einer dicht anliegenden Zellhaut — findet häufig eine langsame,

1) De Bary in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 187. — 2) De Bary a. a. O. p. 188. — 3) Hofmeister, in Abh. sächs. Ges. d. Wiss., math. phys. Cl. 4, Tf. 26, f. 11b, 13—15. — 4) Hofmeister, vergl. Unters. p. 73.

längere Zeit andauernde Drehungsbewegung des protoplasmatischen Inhalts innerhalb der Zellhaut statt, welche nur durch Ortsveränderungen innerhalb der peripherischen Schicht dieser Masse zu Stande kommen kann. Die gleiche Erscheinung beobachtete de Bary an encystirten, nach Contraction zur Kugel-, Ey- oder Keulenform mit einer derben Membran umgebenen amoebenähnlichen Zuständen von Aethalium septicum. Die Körpersubstanz zeigte innerhalb der eng anliegenden Membran rotirende, fluthende Bewegungen. [1])

Zu den Bewegungen der peripherischen Schicht des protoplasmatischen Zelleninhalts gehören ferner ohne Zweifel die Fälle, in welchen dieser Inhalt in gleitender Bewegung um den Mittelpunkt der Zelle rotirt, ohne die charakteristische Anordnung seiner Theile, insbesondere ohne das Lagenverhältniss der verzweigten, der Wand angeschmiegten Streifen strömenden Protoplasmas zu einander und zum Kern der Zelle zu ändern; beobachtet im jungen Pollenkorn von Oenothera [2]) und in den beiden Zellen des zweizelligen Vorkeims (des quergetheilten befruchteten Keimbläschens) von Funkia coerulea. [3]) Auch die Hin- und Herdrehungen des zur Kugel gerundeten, aus einer apicalen Oeffnung der ursprünglichen Zellhaut ausgetretenen protoplasmatischen Inhalts der Sporenmutterzellen von Pythium, von der Theilung desselben in Schwärmsporen — Drehungen, welche innerhalb einer nach dem Austritt zur Membran erhärteten hohlkugeligen Hautschicht erfolgen — fallen unter den nämlichen Gesichtspunkt. [4]) Ebenso der Uebertritt des geballten Inhalts der abgebenden Zelle in die aufnehmende bei der Copulation von Spirogyra. [5])

§ 9.

Allgemeine Bedingungen der Protoplasmabewegung.

Die Bewegungen des Protoplasma finden nur statt innerhalb bestimmter Temperaturgränzen, deren unterste oberhalb derjenigen liegt, bei welcher die Pflanze ihr Dasein noch zu fristen vermag. Die obere Gränze der Temperatur, bei welcher während längerer Einwirkung Bewegungen des Protoplasma noch stattfinden, fällt nahezu zusammen mit derjenigen, bei welcher die Pflanze überhaupt noch zu existiren vermag. Eine kurze Zeit dauernde Einwirkung noch niederer oder noch höherer Temperatur hebt zwar die Bewegungen des Protoplasma auf, aber nur zeitweilig. Es tritt eine vorübergehende Kältestarre oder vorübergehende Wärmestarre des Protoplasma ein, welche bei Erwärmung oder Abkühlung in den beweglichen Zustand wieder übergeht. Der Widerstandsfähigkeit des Protoplasma gegen sehr hohe oder sehr niedere Temperaturen ist grösser, wenn die protoplasmahaltigen Pflanzenzellen von Luft, als wenn sie von Wasser umgeben sind. [6])

Die niedersten und höchsten Temperaturgrade, bei welchen überhaupt noch Bewegungen des Protoplasma beobachtet wurden, liegen (in + ° C.)

	in Wasser		in Luft		
für Cucurbita Pepo (Haar)	17	48	16,5	51	(Sachs, a. a. O.)
» Tradescantia virginica	13	46	15	48	(Sachs, a. a. O.; M. Schultze, Protopl. 48.)
» Urtica pilulifera	15	44-45	—	—	
» Vallisneria spiralis	16	45	—	—	(M. Schultze a. a. O.)
» Nitella flexilis	0,5	37	—	—	(Nägeli, Beitr. 2, p. 77).
Schwärmsporen von Chlamidococcus pluvialis in Wasser	5	43			(eigene Beobachtung.) [7])
» » Stephanosphaera pluvialis	—	—	5	40	(eigene Beobachtung.) [7])

1) De Bary in Siebold u. Kölliker's Zeitschr. f. w. Zoologie, 10, p. 159. — 2) Nägeli, Entwickelungsgesch. d. Pollens, Zürich 1842, 22; Tf. 2. f. 42a—f. — 3) Hofmeister, Entst. d. Embryo, 15, 78; Tf. 7. f. 23a[b]. — 4) Pringsheim in dess. Jahrb. 1, p. 288; de Bary, ebends. 2, p. 184. — 5) De Bary, Conjugaten, Tf. 1 fg. 1—3. — 6) Sachs, in Flora, 1864, p. 39. — 7) Die Angaben der Minima beruhen

Innerhalb der Temperaturgränzen, welche Protoplasmabewegung überhaupt gestatten, wird dieselbe durch Erhöhung der Temperatur beschleunigt durch Erniedrigung derselben verlangsamt. Es wächst aber die Geschwindigkeit bei Erhöhung der Temperatur in immer kleinerem Verhältnisse als die Temperatur. Die Zunahme der Geschwindigkeit ist für jeden folgenden Maasstheil der Thermometerscala ein immer kleinerer Werth.

So fand z. B. Nägeli, als er die Endzelle eines Blattes von Nitella syncarpa unter Anwendung einer Vorrichtung untersuchte, welche es ermöglichte, auf dieselbe unter dem Mikroskope beliebige Temperaturen einwirken zu lassen, dass die Schnelligkeit der Strömung bei + 10° C. einen Raum von 0,1 M. M. in 8 Secunden zurücklegte. Die Temperatur wurde plötzlich auf 1,25° und dann allmählig auf 0 ermässigt. Bei 1,25° wurde jener Raum von der oberflächlichen Strömung in 53, bei 1° in 62, bei 0,75° in 83 Sec. durchlaufen, gegen 0 stand die Bewegung ganz still. Als nun die Temperatur allmälig gesteigert wurde, durchlief der oberflächliche Strom den Raum von 0,1 M. M. bei 1° in 60, bei 2° in 47, bei 3,5° in 32, bei 5° in 24, bei 6° in 19, bei 7° in 15, bei 8° in 11,5, bei 9° in 9,5, bei 10° in 8, bei 11° in 7, bei 12° in 6, bei 14° in 5,4, bei 15° in 5, bei 16° in 4,6, bei 17° in 4,3, bei 18° in 4, bei 19° in 3,8, bei 20° in 3,6, bei 22° in 3,2, bei 24° in 2,8, bei 26° in 2,4, bei 28° in 2, bei 31° in 1,5, bei 34° in 1, bei 37° in 0,6 Secunden. Als die Temperatur etwas höher stieg, hörten die Bewegungen plötzlich auf, als sie wieder sank, so begann die Rotation erst langsam, erreichte aber bald die der nunmehrigen Temperatur zukommende Geschwindigkeit. — Die mitgetheilten Zahlen sind Durchschnittswerthe aus mehreren Messungen.[1]

Unter gleichen Verhältnissen, namentlich bei gleicher Temperatur ist die Schnelligkeit der Protoplasmaströmung verschiedener Pflanzen eine höchst ungleiche. Die nachfolgenden Angaben mögen als Beispiel dienen. Sie beziehen sich lediglich auf beobachtete Maxima der Stromgeschwindigkeit bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Die Messung auch minimaler Geschwindigkeiten und die Berechnung von Mittelzahlen aus diesen und jenen würde bedeutungslos sein, da bei der Protoplasmaströmung mit wechselnder Richtung dem Auftreten jeder Umkehr der Richtung ein Moment des Stillstandes vorausgeht und eine kurze Periode der Beschleunigung folgt, die bis zur Erreichung der maximalen Geschwindigkeit dauert.

Auf den Zeitraum einer Minute reducirt, durchlief die Protoplasmaströmung bei

Didymium Serpula	10	M. M.	(eigene Beobachtung).
Physarum spc.	5,4	»	» »
Nitella flexilis	1,63	»	» »
» »	1,5	»	(Nägeli, Beitr. 2, p. 77).
Vallisneria spiralis, Blattgewebe	1,56	»	(Mohl in Bot. Zeit. 1846, p. 92).
Tradescantia virginica, Staubfadenhaare	0,83	»	(eigene Beobachtung).
» » »	0,651	»	(Mohl a. a. O.).
Hydrocharis morsus ranae, Wurzelhaar	0,543	»	(eigene Beobachtung).
Cucurbita Pepo, Blattstielhaare	0,5	»	» »
Urtica baccifera, Stängelhaare	0,312	»	(Mohl a. a. O.).
Urtica, sp.	0,3	»	(M. Schultze a. a. O.).
Sagittaria sagittifolia, Stolo	0,269	»	(Mohl a. a. O.).
» » Blattzelle	0,174	»	» » » »
Ceratophyllum demersum, Blattzelle	0,094	»	(Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108 Anm.).
Potamogeton crispus, Blattzelle	0,009	»	(eigene Beobachtung).[2]

auf von mir ausgeführten Bestimmungen. Sie sind sehr wahrscheinlich etwas zu hoch. Ich stellte die Beobachtungen zu warmer Sommerzeit an. Die zu untersuchenden Pflanzentheile wurden künstlich abgekühlt; langsam zwar, aber doch so, dass die Temperatur des Raumes, in dem sie sich befanden, während zweier Stunden von + 21° C. auf + 12° C. sank. Bei noch allmäligerer Abkühlung würden wohl auch bei noch etwas niedrigerer Temperatur Bewegungserscheinungen zu beobachten gewesen sein. Vallisneria spiralis wenigstens zeigt im Winter bei + 10° C noch äusserst langsame Strömung des Protoplasma. — 1) Nägeli Beitr. 2, p. 77. —

2) Die langsameren Bewegungen sind gemessen durch Beobachtung der Ortsveränderung

Vom Einfluss des Lichtes ist die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung nicht merklich abhängig. Ihre Beschleunigung erfolgt in Haaren von Cucurbitaceen und von Tradescantia ganz in der gleichen Weise, mögen dieselben im Tageslichte oder im Dunkeln erwärmt werden.

Ich sah sie in vollkommener Dunkelheit (nachdem ich Tradescantia vier Tage im völlig dunkeln Raume hatte stehen lassen, in dem Oeffnen nahen Knospen ebenso im Gange, wie in solchen, die unter freiem Himmel sich entwickelt hatten. Tradescantiahaare, die dreissig Stunden lang im dunkeln Raum gelegen hatten, zeigten die Strömung in noch unverminderter Geschwindigkeit. Nur bei sehr lange dauernder Lichtentziehung erlischt die Protoplasmaströmung mit der Vegetation der Pflanze überhaupt, bei Chara nach 28 Tagen[1]).

Dagegen ist für die Erhaltung der Bewegungen des in Zellen eingeschlossenen Protoplasma Zutritt von Sauerstoff ein eben so unerlässliches Bedürfniss, wie für das der Myxomyceten. Die Strömung des Protoplasma verlangsamt sich und stockt endlich, wenn die Zellen unter Oel gebracht werden. Sie steht sill, wenn die Pflanze 48 Stunden unter dem thunlichst entleerten Recipienten der Luftpumpe verweilt hat[2]).

Bei meiner Wiederholung der Corti'schen Versuche stockte die Strömung bei Nitella in Olivenöl schon nach 5 Min., im sehr luftverdünnten Raume nach 13 Min., und war im ersteren Falle nach Abspülung des Oels nach Verlauf von 30 Min., im zweiten vom Wiederzutritt der Luft eingerechnet, nach 22 Minuten wieder im Gange. Ein Gegenversuch Dutrochet's[3]), der in ausgekochtem, mittelst Quecksilber abgesperrtem Wasser die Strömung in Chara 23 Tage lang andauernd sah, beweist nichts, da unter solchen Verhältnissen, Lichtzutritt vorausgesetzt, die bei der Thätigkeit des Protoplasma ausgehauchte Kohlensäure durch das beleuchtete Chlorophyll zersetzt, und so der Versuchspflanze Sauerstoff zugeführt wird. Die Protoplasmaströmung in den Tradescantiahaaren wird zum Aufhören gebracht durch Einbringung derselben in Oel. Erst nach längerer Zeit (später als 15 Minuten) in einer Atmosphäre von Kohlensäure nach 45 Minuten) oder von Wasserstoff (nach mehreren Stunden). Auf Wiederzutritt der atmosphärischen Luft stellen die Bewegungen sich wieder her; nach dem Aufenthalt in Oel binnen 15 bis 20 Minuten, in Kohlensäure binnen 15 bis 35 Minuten, in Wasserstoff binnen 2 bis 5 Minuten[4]). — Es steht mit diesem Sauerstoffbedürfniss des beweglichen Protoplasmas in offenbarem Zusammenhange, dass Pflanzentheile von reichlichem Protoplasmagehalt Kohlensäure ausscheiden, und solche, in denen die Protoplasmaanhäufung sehr massenhaft ist, Wärme entwickeln.

§ 10.

Vorübergehende Störungen der Protoplasmabewegungen durch äussere Einwirkungen.

Die Bewegungserscheinungen und Gestaltänderungen des in Zellen eingeschlossenen Protoplasma werden — übereinstimmend mit denen der Plasmodien der Myxomyceten — unterbrochen durch alle solche äussere Einwirkungen, welche

charakteristischer Einschlüsse während längerer Fristen, die schnelleren durch Beobachtung während einiger Secunden und Reduction der gefundenen Werthe auf 1 Minute.

1) Dutrochet in Comptes rendus, 1837, 2, p. 337.

2) Corti, Osserv. sulla Tremella, Lucca 1774. – Ich citire nach Meyen, Pflanzenphysiologie 2, p. 224, da ich Corti's Schrift nicht erlangen konnte. 3) a. a. O.

4) Kühne, Unters. üb. d. Protopl. p. 105.

überhaupt den Vegetationsprocess stören; so namentlich durch mechanische Eingriffe in die Gestaltung des beweglichen Protoplasma (durch Druck, Stoss und Verletzung) durch plötzliche Wasserentziehung, durch raschen und beträchtlichen Wechsel der Temperatur, durch den Eintritt der Vegetation ungünstiger Temperaturgrade, durch elektrische Entladungen. Bei stärkerer Einwirkung der störenden Ursache tritt eine beträchtliche Aenderung der Form des beweglichen Protoplasma ein. Die bisherige eigenartige Vertheilung des Protoplasma in der Zelle wird aufgehoben, und seine Form von den allgemeinen Gestaltungsgesetzen der Flüssigkeiten bestimmt. Es ordnet sich zu einem oder mehreren sphäroïdischen Ballen (Tropfen) oder es bildet einen Ueberzug der es berührenden starren Körper (der Zellwände). Aber auch dann noch ist die Aufhebung der eigenthümlichen Gestaltung und der Bewegungen des Protoplasma nur vorübergehend, dafern jene Einwirkungen ein bestimmtes nach specifischen Unterschieden verschiedenes Maass nicht überschritten. Es tritt nach dem Aufhören der Störungsursache, unter Umständen auch während der Fortdauer der neuen Verhältnisse, in welche das Protoplasma gebracht wurde, strömende Bewegung, und da, wo die Gestaltung des Protoplasma eine veränderliche ist, auch Aenderung der Anordnung des Protoplasma wieder ein.

Wird auf eine Stengel- oder Blattzelle einer Nitella, deren bewegliches Protoplasma unter dem Mikroskope lebhafteste Strömung zeigt, mittelst Druckes auf das Deckglas eine mässige Quetschung geübt, so steht die fliessende Bewegung sofort still. Nach Verlauf einiger Minuten aber erholt sie sich wieder[1], nicht selten selbst dann, wenn die Quetschung beträchtlich genug war, um die Anordnung der Chlorophyllkörperchen in parallelen Reihen zu verschieben. Die Einknickung sowie die Anlegung einer Ligatur bringen in Charenzellen die Strömung ebenfalls zum Stillstande. In jeder der durch die Knickung oder die Einschnürung getrennten Zellenhälfte stellt sich nach kurzer Ruhe ein geschlossener Kreislauf wieder her[2]. — Trennt man Wurzelhaare der Hydrocharis morsus ranae mittelst Durchschneidung nahe der Basis von ihren Anheftungsstellen, so findet man unmittelbar nachher das Protoplasma der einseitig offenen Zellen völlig bewegungslos. Es bildet sich an der Schnittfläche sofort, durch Zusammenfliessen des protoplasmatischen Wandbelegs der Umgebung der Oeffnung, eine beiderseits scharf abgegrenzte Schicht aus Protoplasma, welche die Durchschnittsstelle verschliesst. Nach einer bis einigen Minuten tritt dann an der ganzen innern Fläche der Zelle, und unterhalb des die Oeffnung verstopfenden Pfropfens aus ruhendem Protoplasma die kreisende Strömung des beweglichen Protoplasma wieder ein.

Nach mässiger momentaner Quetschung der Staubfadenhaare der Tradescantia virginica kommt die strömende Bewegung in den durch den Zellraum verlaufenden Protoplasmasträngen unverzüglich zum Stillstand. Die Stränge werden knotig, sie reissen, ziehen sich zu kurzen Keulen oder zu Kugeln zusammen, verschmelzen zum Theil mit der Ansammlung von Protoplasma in der Umgebung des Zellenkerns, zum Theil mit dem protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle. Nach 10 bis 15 Minuten stellt sich die normale Anordnung und Beweglichkeit des Protoplasma wieder her; bisweilen selbst in solchen Zellen, welche zufällig verletzt worden waren und einen Theil ihres Protoplasma und ihrer Vacuolenflüssigkeit durch Austreten aus der Rissstelle der Zellhaut verloren hatten.

Auf der vorübergehenden Aufhebung der Bewegungen des Protoplasma durch mechanische Eingriffe beruht es, dass frisch angefertigte Präparate von Characeen, Vallisneria u. s. w. nur stillstehendes Protoplasma zu zeigen pflegen, dass die Bewegungen erst nach einer Zeit der Ruhe des Präparats eintreten.

1) Dutrochet in Comptes rendus 1837, p. 779.

2) Gozzi in Brugnatelli Giorn. di fis., Dec. 2 (1818) p. 199; Dutrochet l. c.

Wird auf das Deckglas, unter welchem Endospermzellen des Ceratophyllum demersum mit lebhafter Protoplasmaströmung unter dem Mikroskope liegen, ein rasch vorübergehender massiger Druck geübt, so stockt die Bewegung. Gleich darauf sieht man häufig aus dem dicken axilen Strange des strömenden Protoplasma, an einer oder mehreren Stellen, einzeln oder bündelweis, gleichzeitig oder successiv, tentakelförmige Protuberanzen von mässiger Länge, meist von Keulenform hervortreten. Sie werden meist binnen kurzer Frist wieder eingezogen, während die normale Strömung des Protoplasma allmälig sich wiederherstellt. Selten lösen ihre Extremitäten durch Abschnürung vom axilen Protoplasmastrange sich ab, runden sich zu Kugeln, liegen dann einige Zeit ruhend neben dem Protoplasmastrom, mit dem sie später wieder verschmelzen um in die Bewegung wieder einzutreten [1].

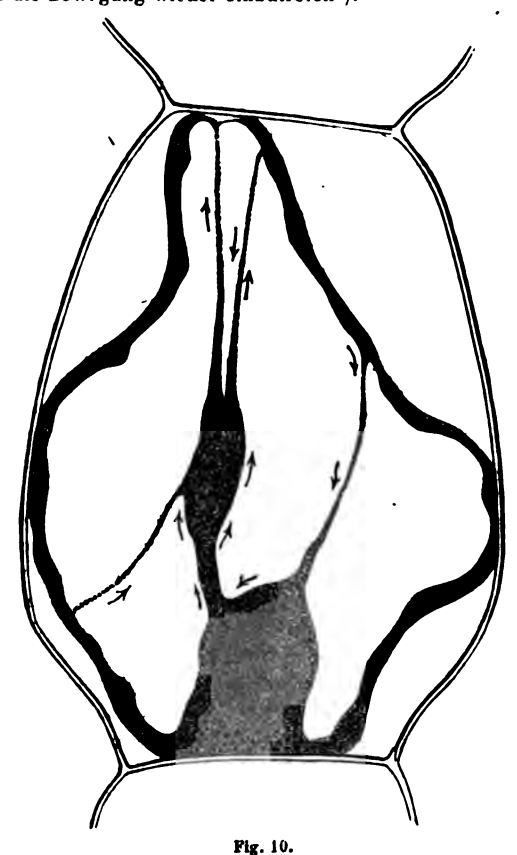


Fig. 10.

Fig. 10. Optischer Durchschnitt einer Zelle eines Staubfadenhaares der Tradescantia virginica. Der protoplasmatische Inhalt ist durch Einwirkung von Zuckerlösung stellenweise von der Innenfläche der Zellhaut zurück gezogen. Die Strömungen des Protoplasma dauern gleichwohl fort.

1) Diese Beobachtung, welche die Uebereinstimmung der Wirkung mechanischen Eingriffs in strömendes Protoplasma mit der auffallendsten Form des Effects elektrischer Entladungen auf solches — der Tentakelbildung — zeigt, wurde im Heidelberger botanischen Laboratorium im Sommer 1865 zuerst von Rosanoff gemacht, dann oft wiederholt und bestätigt. Meine in früheren Jahren gemachten Versuche, an anderen Pflanzenzellen mit strömendem Protoplasma ähnliche Erscheinungen durch Druck oder Erschütterung hervorzurufen, blieben erfolglos.

Bei Behandlung einer Zelle, die strömendes Protoplasma enthält, mit der wässerigen Lösung eines der Lebensthätigkeit der Pflanze nicht unmittelbar nachtheiligen Stoffes von einer Concentration, welche die rasche Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts der Zelle bewirkt, stockt die fliessende Bewegung auf kurze Zeit, während der Contraction des protoplasmatischen Inhalts, um bald innerhalb der an der raschen Strömung nicht betheiligten Hautschicht desselben wieder zu beginnen. »Bringt man Chara in ein leichtes Zuckerwasser, so zieht sich der ganze Zelleninhalt wohl abgeschlossen und scharf begränzt von der Zellhaut zurück, während der Strom noch lange Zeit in dem abgelösten Zelleninhalte (Primordialschlauche) fortdauert[1].« Aehnlich bei Blattzellen von Vallisneria, Staubfadenhaaren von Tradescantia[2]) (siehe fig. 10 auf S. 51), Wurzelhaaren von Hydrocharis. Leichter noch, als bei Anwendung einer Zuckerlösung gelingt der Versuch bei der einen Lösung von salpetersaurem Kali, salpetersaurem Kalke, kohlensaurem Ammoniak. Wird eine Lösung von höherer Concentration gebraucht, so erfolgt die Contraction des protoplasmatischen Inhalts mit grosser Raschheit, und dann stehen die fliessenden Bewegungen des Protoplasma während der Einwirkung der Lösung meist dauernd still. Die durch den Zellraum verlaufenden Stränge strömenden Protoplasmas der Staubfadenhaare der Tradescantia virginica z. B. ziehen sich grossentheils in den Wandbeleg zurück, wenn das Haar in 10 pCt. Lösung salpetersauren Kalis gebracht wird. Nach sofortigem Aussüssen des Präparats mit destillirtem Wasser bilden sie sich nach Verlauf von 10—12 Minuten in gewohnter Vollständigkeit wieder aus. Zweckmässig bringt man die Lösung in einer Verdünnung an das Präparat, welche noch keine Contraction des protoplasmatischen Inhalts bewirkt, und lässt durch Verdunstung die Concentration allmälig bis zum Eintritt der Zusammenziehung steigen. Bei solcher langsam gesteigerter Einwirkung der wasserentziehenden Lösung wird die Bewegung des Protoplasma nicht unterbrochen. In den sehr langgestreckten Wurzelhaaren von Hydrocharis contrahirt sich bei solcher Behandlung der protoplasmatische Inhalt stets zu mehreren sphäroidischen Massen, von denen einzelne nicht selten genau Kugelform zeigen. Die Abschnürung zu einzelnen Sphäroiden erfolgt durch stärkere Einschnürung des Wandbelegs der Zelle an einzelnen Stellen, die rasch zu dünnen Fäden zusammenschrumpfen. So lange in den Achsen dieser Verbindungsbrücken der minder stark contrahirten Stellen des protoplasmatischen Zelleninhalts noch Inhaltsflüssigkeit der grossen centralen Vacuole des Wurzelhaares sich befindet, geht in dem Wandbeleg derselben die Strömung des Protoplasma fort, und unmittelbar in die weiteren

Fig. 11 a. u. b.

Fig. 11. *a* u. *b*. Stück eines Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae, mit einer 5% Lösung vom Kalksalpeter behandelt. *a* im Beginn der Zusammenziehung des protoplasmatischen Zelleninhalts. *b* nach Abrundung desselben zu einigen, zum Theil durch solide Protoplasmastränge verbundenen, zum Theil getrennten Sphäroiden. — Die Richtung der Protoplasmaströmung, welche während und nach der Contraction fortdauert, ist durch Pfeile angedeutet.

1) A. Braun in Monatsb. Berl. Akad. 1852. p. 225.
2) Max Schultze in Wiegmanns Archiv 1858, p. 337.

Stellen des sich contrahirenden Inhalts über. Sobald aber die Contraction der dünnsten Stellen bis zur Ausschliessung der Vacuolenflüssigkeit vorschreitet, steht die Bewegung des nun zum soliden (einer axilen Höhlung entbehrenden) Strange gewordenen Protoplasma plötzlich still (nothwendige Folge der Reibung zweier sich unmittelbar berührender gegenläufiger Ströme an einander); und in den weiteren Parthien des Zelleninhalts wird sie in jeder in sich selbst rückläufig; stundenlang fortdauernd. Bei fortgesetzter Wasserentziehung reissen die Verbindungsstränge der dickeren Inhaltsportionen durch, und die Substanz dieser Stränge wird allmälig in die peripherische Schicht der sphäroïdischen Masse eingezogen.

Nach der Contraction protoplasmatischen Zelleninhaltes mit beweglichem Protoplasma wird es in allen Fällen der directen mikroskopischen Beobachtung unmittelbar anschaulich, dass die peripherische Schicht (die Hautschicht) des zusammengezogenen Inhaltes an den fliessenden Bewegungen des Protoplasma unbetheiligt bleibt; auch da, wo diese Schicht eine äusserst dünne ist, wie z. B. in den Wurzelhaaren von Hydrocharis, in den Blattzellen von Vallisneria.

Bei plötzlicher Verdünnung der Lösung, in welcher eine Zelle mit leicht permeabler Haut, z. B. eine Blattzelle von Vallisneria, ein Wurzelhaar von Hydrocharis, nach Contraction des protoplasmatischen Inhalts die fliessenden Bewegungen des beweglichen Protoplasma vor sich gehen lässt, gerathen diese Bewegungen ins Stocken; — vorübergehend während der regelmässigen Wiederausdehnung des Inhalts, dafern die Einwirkung des reinen Wassers nicht allzustürmisch erfolgte; im Gegentheile aber dauernd, unter Aufhebung des bisherigen Zusammenhanges des Protoplasma und der Umformung desselben zu Klumpen ohne bestimmte Gestalt: so häufig in den Wurzelhaaren an Hydrocharis.

Bei Behandlung von Zellen, die in Bewegung begriffenes Protoplasma enthalten, mit höchst verdünnten wässerigen Lösungen solcher Substanzen, die schon bei Zutritt kleiner Quantitäten den Vegetationsprocess der Pflanzenzelle für immer aufheben — sogenannter Gifte — wird die Bewegung des Protoplasma zwar unterbrochen, aber nur vorübergehend, sie stellt sich nach einiger Zeit wieder her, auch während der fortdauernden Einwirkung der diluirten Lösung des Giftes, und endet nur nach längerer Frist mit dem Leben des Pflanzentheils überhaupt. Eine Aetzkalilösung von 0,5 pCt. brachte nach 5 Min. die Rotation in der Zelle eines Charenzweiges ins Stocken; 5 Min. später ward die Strömung wieder beschleunigt, wurde sehr rasch; verlangsamte sich wieder erst nach weiteren 25 Min. und erlosch nach 35 Min. für immer. Weinsteinsäurelösung von 1 pCt. bewirkte nach 3 Min. Stockung; nach weiteren 3 Min. trat Wiederbeschleunigung ein; nach $^3/_4$ Stunden erlahmte die Bewegung; nach 1 Stunde endete sie. Bei Anwendung einer Lösung von Seesalz von 1,1 pCt. wurde die Bewegung nach 4 Min. für 8 Min. aufgehoben, stellte sich dann wieder her und dauerte noch 8 Tage. Bei Aussüssen mit destillirtem Wasser eines Charapräparats, welches 10 Stunden in der nämlichen Salzlösung verweilt hatte und in welchem die Protoplasmaströmung rasch geworden war, stockte die Bewegung nach 4 Min. und begann erst nach weiteren 5 Min. aufs Neue. Wässeriges Opiumextract hemmte die Bewegung nach 6 Min.; nach 15 weiteren Min. begann sie wieder, und erlosch völlig nach selbständiger Dauer. Opiumextract von 3,5 pCt. äusserte die nämlichen Wirkungen in Fristen von 8 Min., 10 Min., 22 Stunden (nach ungewöhnlich schneller Strömung); Wasser mit 5 pCt. Alkohol von 36° in 5 Min., 10 Min., 42 St.[1]).

Rasche Abkühlung bis zu einer Temperatur, bei welcher Bewegungen des Protoplasma fortdauern, dafern die Abkühlung langsam erfolgte, hemmen vorübergehend die Protoplasmaströmung, die aber bei längerem Verweilen der protoplasmahaltigen Zelle in der erniedrigten Temperatur wieder in Gang kommt. Ein Präparat von Nitella flexilis wurde von mir aus der Zimmertemperatur von + 18,5° C. in einen auf + 5° C. abgekühlten Raum gebracht und in demselben 2 Minuten lang gelassen. Die zuvor lebhafte Strömung stand jetzt still. Das Präparat wurde aufs Neue in den kühlen Raum gebracht und nach 15 Minuten wieder untersucht. Während dieser Frist war die Temperatur auf + 3,5° C. gesunken. Gleich-

1) Dutrochet in Comptes rendus 1837, 2, p. 780—82.

wohl zeigte jede Zelle wiederum die rotirende Strömung des Protoplasma, wenn auch nur mit geringer Schnelligkeit.

Haare vom Stengel und von Blattstielen von Ecbalium agreste, welche ich von + 16,5° C. allmälig auf 40° C. erwärmte und in dieser Temperatur eine Stunde lang erhielt, zeigten in dieser Temperatur das Protoplasma in sehr lebhafter Strömung begriffen. Das Präparat (abgeschnittene Haare, welche zwischen Objectträger und angekittetem Deckglase in Wasser lagen wurde jetzt durch Eintauchen in eine grössere Wassermasse von + 16° C. rasch auf die Zimmertemperatur abgekühlt. Nach einer Minute dauernder Eintauchung und Abkühlung war das Protoplasma in allen Zellen starr und unbeweglich. An vielen seiner Stränge hatten sich knotige Varicositäten gebildet. Erst nach Verlauf von 7 Minuten zeigten sich in einzelnen Haaren die ersten Anfänge des Wiedereintritts der Strömung. Noch nach 12 Minuten waren die Varicositäten nicht ausgeglichen; erst nach 18 Minuten war die Strömung (bei constant + 16° C.) wieder normal. — Bei einer Wiederholung dieses Versuches dauerte die Starre vom Beginn der Abkühlung auf + 16° C. eine ganze Stunde, und erst nach weiteren 14 Minuten waren die Varicositäten der Fäden ausgeglichen, die Störung in vollem Gange.

Bei Abkühlung bis auf oder unter den Gefrierpunkt wird die Gestaltung des beweglichen Protoplasma noch wesentlicher geändert. Es büsst seine eigenthümliche Anordnung mehr oder minder vollständig ein, und wird zu kugeligen Tropfen oder zu einem Wandbeleg der Zelle. Die eigenartige Gestaltung wird aber bei Wiedererwärmung aufs Neue hergestellt, und es treten die strömenden Bewegungen wieder ein; vorausgesetzt, dass die Präparate während der Abkühlung unter 0° sich in Luft, nicht im Wasser befanden, und dass die Abkühlung nur kurze Zeit dauerte. Staubfadenhaare der Tradescantia virginica, trocken auf den Objectträger unter das Deckglas gelegt und mittelst einer Kältemischung höchstens 15 Minuten lang erheblich unter den Gefrierpunkt abgekühlt, zeigen nach Zusatz von kaltem Wasser rasch unter das Mikroskop gebracht[1]), die Stränge aus beweglichem Protoplasma in kugelige, ruhende Massen zerfallen. Nach sehr kurzer Zeit, oft schon nach 10 bis 15 Sekunden beginnen die kugeligen Tröpfchen und Klümpchen lebhafte Bewegungen. »Sie verändern ihre Umrisse, ziehen sich lang aus, verkürzen sich wieder und gerathen dabei in eine wirbelnde Tanzbewegung. Sie bewegen sich gerade wie Amoeben, nur ausserordentlich viel geschwinder als jene. Schon nach wenigen Minuten begannen diese Körperchen zu einzelnen grösseren Tropfen zusammenzufliessen und indem diese sich wieder mit anderen grösseren Tropfen vereinigen, stellt sich binnen ungefähr 10 Minuten das ursprüngliche Protoplasmanetz wieder her, das auch nach 24 Stunden noch lebhaft strömend gefunden wurde[2]).« Bei Wiederholungen dieses Versuchs war nach 10 Minuten Aufenthalt in einer Temperatur von — 8° C. das bewegliche Protoplasma der den Zellraum durchsetzenden Stränge in vielen Zellen vollständig zu kleinen Kugeln zerfallen; in anderen waren Reihen solcher Kugeln durch äusserst feine, hyaline Protoplasmafäden verbunden. In einigen sehr lang gestreckten Zellen hatte sich der gesammte protoplasmatische Inhalt zusammengezogen und in 2 Sphäroide getrennt, deren äussere Umgrenzung von dem Wandbeleg aus bewegungslosem Protoplasma gebildet war und die im Inneren in Kügelchen zerfallenes, ruhend gewordenes bewegliches Protoplasma enthielten. Nach Zusatz von Wasser von + 17° C. vergingen 1 Minute 27 Sekunden, bevor Bewegung in die kugeligen Tropfen aus Protoplasma kamen. Unter raschen Gestaltveränderungen bewegten sie sich zu den Zellkernen hin und vereinigten sich in jeder Zelle zu einer den Kern einhüllenden klumpigen Masse, von der aus Strömungsfäden in den Zellraum hineinsprossten. In den Zellen, deren gesammter protoplasmatischer Inhalt zu 2 Sphäroiden sich contrahirt hatte, dehnten diese sich wieder aus, und vereinigten ihre peripherischen Protoplasmaschichten zu einem continuirlichen Wandbeleg der Zelle, während durch das Zusammentreten der kugeligen Protoplasmatropfen zu grösseren Massen, und durch das Hervorsprossen schlanker Stränge aus diesen das Strömungs-

1) Es ist Anwendung eines Immersionssystems nöthig, da das erkältete Deckglas in der Zimmerluft mit Reif oder Thau beschlägt.

2) Kühne, Protoplasma, Leipzig 1864, p. 101.

netz wieder hergestellt wurde. — Längeres Verweilen in einer Temperatur von oder wenig über 0° C. macht bei Tradescantia die Strömungsfäden in den Wandbeleg zurücktreten. Bei Cucurbita wird unter gleichen Verhältnissen das Protoplasma zu einem durch zahlreiche Vacuolen schaumigen Wandbelege. Nach 15—30 Minuten Aufenthalt in einer Temperatur von beiläufig + 18° C. stellt sich die normale Anordnung des Protoplasma zu einem Netzwerk von Strängen und die Strömung in denselben wieder her.

Rasche Erhöhung der Temperatur innerhalb der den Vegetationsprocess noch günstigen Gränzen wirkt auf die Bewegungen des Protoplasma wesentlich übereinstimmend mit rascher Abkühlung. Eine plötzliche Erwärmung des Wassers, in welchem eine Characee sich befindet, um beiläufig 10° C. macht die Strömung des Protoplasma auf einige Minuten bis auf eine Stunde stocken. So z. B. bei Erwärmung von 18 auf 27, von 27 auf 34, von 34 auf 40° C.[1]). Das Protoplasma von in einer Wasserschicht zwischen Glasplatten liegenden Haaren von Ecbalium agreste, welches bei + 16 — 17,5° C. lebhafte Strömung zeigte, fand ich nach 6—8 Minuten Verweilen in einem Raume von 40° C. starr und bewegungslos. Dabei hatte sich die netzartige Anordnung der Protoplasmastränge sehr vereinfacht. Erst nach halbstündigem bis zweistündigem Aufenthalte in der nämlichen Temperatur trat die Strömung des Protoplasma wieder ein und erreichte binnen wenigen Minuten die dieser hohen Temperatur zukommende Lebhaftigkeit. Ein solches Präparat, welches nach 12 Minuten Verweilen in + 40° C. sein Protoplasmanetz zu einer Ansammlung in der Gegend des Zellkerns, und 3 ziemlich dicken Balken vereinfacht hatte, und während 3½ Minuten keine Bewegung desselben erkennen liess, zeigte nach 1¾ Stunden weiteren Verweilens in einem constant auf + 40° C. erhaltenen Raum[2]) ein complicirtes Protoplasmanetz in lebhafter Strömung. Nach 18 Minuten längeren Aufenthalts im geheizten Raume wurden die Bewegungen sehr stürmisch. An vielen Protoplasmasträngen bildeten sich sphäroïdische Ansammlungen von Protoplasma, die bald zur Spindelform sich streckend, bald zur Kugelform sich zusammenziehend den Ort fortwährend änderten, scheinbar an den Strängen hingleitend. Einzelne solche Ballen schnürten sich von den zerreissenden Strängen ab, legten sich dann nach kürzerer oder längerer freier Bewegung an andere Stränge wieder an, und verschmolzen allmälig mit diesen. In diesem Zustande lebhafter Bewegung verharrte das Protoplasma 16 Min. lang, während es auf dem Tische des Mikroskops allmälig zur Zimmertemperatur von + 17,5° C. sich abkühlte. Jetzt aufs Neue in den, inzwischen auf + 45° C. geheizten Raum gebracht, zeigte es nach 3 Min. Verweilens in demselben das Protoplasmanetz in straffe, zahlreiche Balken geordnet, und völlig bewegungslos. Aber nach 17 Min. längerem Verweilens in dem auf 45° C. erwärmten Raume war die strömende Bewegung des Protoplasma wieder eingetreten. Sie war indess nicht lebhaft, und steigerte ihre Intensität erst, nachdem das Object 9 Min. auf dem Objectträger sich abgekühlt hatte. Das Präparat wurde nochmals in den warmen Raum gebracht, dessen Temperatur unterdessen auf + 47,5° C. gewachsen war. Nach 5 Min. war aufs Neue Wärmestarre eingetreten, welche nach 5 Min. Abkühlung unter dem Mikroskope in die, zunächst nur langsame, aber nach 5 Min. an Schnelligkeit rasch zunehmende, strömende Bewegung wieder überging. — Ein anderes Präparat, 6 Min. lang auf + 40° C. erhalten, zeigte das Netz des strömenden Protoplasma zwar vereinfacht, aber die Strömung sehr beschleunigt, die Faden in der stürmischen Einziehung nach dem Kerne hin begriffen. Nach Abkühlung auf die Zimmertemperatur aufs Neue während 8 Min. der Temperatur von + 40° C. ausgesetzt, liess das Präparat in keiner seiner Zellen die strömende Bewegung mehr erkennen. Sie trat erst nach 1 St. 52 Min. weiteren Verweilens in dem constant auf + 40° C. erhaltenen Raume in zweien, und nach fernerer 1¼ Stunde in den übrigen (5) der besonders markirten Haarzellen

1) Dutrochet a. a. O. p. 777.

2) Einem in ein Wasserbad eingesenkten geschlossenen kupfernen Kessel, in dessen Raum, dicht an die Stelle, wo die Präparate lagen, die Kugel eines Thermometers reichte.

in normaler Weise wieder ein. Bei ferneren Versuchen der Erwärmung von + 16⁰C. auf constant + 40⁰ C. betrugen die Fristen des Eintritts

der Erstarrung	der Dauer der Starrheit	der ersten Beobachtung der erneuten Strömung
7 Min.	weitere 8 Min.	weitere 72 Min.
7 „	„ 18 „	„ 55 „
5 „	„ 22 „	„ 37 „
5 „	„ 10 „	„ 22 „
5 „	„ 10 „	„ 25 „

Eine Umgestaltung des vorübergehend erstarrenden Protoplasma, eine Annäherung an diese klumpige Form durch Vereinfachung des Netzes und durch Dick- und Knotigwerden seiner Stränge oder die Umformung zu einem ziemlich gleich dicken Wandbeleg erfolgt auch beim plötzlichen Eintritt einer Temperatur, welche derjenigen oberen Grenze sich nähert, bei welcher der Vegetationsprocess überhaupt erlischt. Aber nur bei einer langsamen Steigerung der Wärme bis zu dieser Höhe geht dem Starrwerden und der Formänderung des Protoplasma jene Beschleunigung seiner Bewegungen voraus, welche durch allmäliges Anwachsen der Temperatur bedingt wird (S. 48). Das Protoplasma gelangt dann meistens zur Umformung in klumpige Massen, noch ehe es in den Zustand völliger Starre eintritt. Plötzliche Erwärmung auf den erforderlichen Grad lässt dagegen die Erstarrung eintreten, bevor eine sehr beträchtliche Umgestaltung des Protoplasma erfolgt ist. Erwärmt man Haare der Cucurbita Pepo auf dem Objectträger, im Wasser unter einem Deckglase, über der Spiritusflamme allmälig bis auf etwa + 42⁰ C., »so bemerkt man zumeist eine Beschleunigung der strömenden Bewegung, häufig folgt darauf ein wahrer Tumult, indem grössere Protoplasmamassen sich rasch fortwälzen, die Fäden sich vorwiegend nach einer der grösseren sich bildenden Protoplasmamassen stürmisch hinziehen, bis endlich eine oder mehrere solcher Massen sich gebildet haben, die nun ruhig ohne irgend eine Bewegung an einer Stelle der Wandung liegen bleiben. In diesem Ruhezustande bleibt das Protoplasma, je nach dem Grade der Temperaturwirkung kürzere oder längere Zeit; dann beginnt an dem oder den Protoplasmaklumpen langsam die Bildung von Protuberanzen, die sich zu Fäden verlängern, nach und nach ein Netz bilden,« in welchem die charakteristische Strömung des Protoplasma wieder eintritt[1]). Haare dagegen, in welchen die Strömung bei einer Zimmertemperatur von ungefähr + 20⁰ C. in vollem Gange war, zeigten nach 2 Minuten langem Eintauchen in Wasser, von + 47⁰ C., das Fadennetz des Protoplasma noch in seiner früheren Form, aber jede Strömung oder sonstige Bewegung war verschwunden. Erst nach ¼ Stunde trat die Körnchenströmung wieder ein[2]). In feuchter Luft allmälig bis auf + 50,5⁰ C. erwärmte und 10 Min. lang in dieser Temperatur erhaltene Zweige von Cucurbita und von Solanum Lycopersicum zeigten bei sofortiger mikroskopischer Untersuchung ihrer Haare »das Protoplasma in rascher Strömung, besonders bei Cucurbita war dieselbe äusserst lebhaft. In einer Haarzelle löste sich ein Klumpen Protoplasma von dem Hauptstrange ab, rotirte rasch innerhalb des Zellsaftes, contrahirte sich wie eine Amoebe, nahm verschiedene Formen an und legte sich endlich an einen rasch fliessenden Protoplasmafaden, mit welchem der Klumpen langsam verschmolz[3]).« In Haaren eines Zweiges von Cucurbita, der 25 Min. 50—51⁰ C. ausgehalten hatte, war das Protoplasma theils in grosse wandständige Klumpen geballt, theils bildete es eine schaumige Masse mit zahlreichen Vacuolen. Nach vierstündigem Verweilen in 19—20⁰ C. zeigten Haare desselben Präparats das Protoplasmanetz theils im Beginn der Hervorbildung aus den geballten Massen, theils vollständig wieder hergestellt und in Strömung begriffen[4]). Protoplasma, welches durch plötzliche Erwärmung auf einen hohen Grad zur Erstarrung gebracht wurde, zeigt in der Regel während der langsamen Wiederabkühlung bald nach Wiedereintritt der Bewegungen eine ähnliche stürmische Steigerung der-

1) Sachs in Flora 1864, p. 65. 2) Sachs a. a. O. p. 67. 3) Sachs a. a. O. p. 67. 4) Sachs a. a. O. p. 68.

selben, wo sie bei langsamerer Erwärmung in der Nähe der Erstarrungstemperatur eintritt. Haare mit strömendem Protoplasma von Cucurbita oder Ecbalium, welche ich aus der Zimmertemperatur von + 16—17° C. plötzlich in einen auf + 45° C. erwärmten Raum gebracht (in ein in das Wasserbad eingesenktes kupfernes Luftbad), und 3, 5, 6, 10—20 Min. darin belassen hatte, zeigten mir in den meisten Fällen die Vereinfachung des Netzwerkes desselben zu wenigen, theils sehr dicken, theils sehr feinen und hyalinen Strängen, die 4 Minuten bis 2 Stunden nach Beginn der Abkühlung auf die gewöhnliche Zimmertemperatur aufs Neue zu einem complicirten Netze dadurch sich umzugestalten begannen, dass die Stränge, auch die dünnen, stellenweise sphäroïdische Auftreibungen erhielten, indem nach diesen Orten hin ein Theil der Substanz des Protoplasma sich rasch bewegte; dass dann aus den dickeren Strängen und den kugeligen Anschwellungen mässig lange, am Ende keulig angeschwollene Hervorragungen sprossten, die zum Theil sofort wieder eingezogen wurden, zum Theil aber auch zu neuen Strömungsfäden sich verlängerten, sich verzweigten, mit anderen ähnlichen Fäden anastomosirten, und so ein complicirtes Netzwerk wieder herstellten, in dessen Strängen schon während seines Wiederaufbaues die Hin- und Herströmung mit ungewöhnlicher Lebhaftigkeit eintrat. Alle jene Gestaltänderungen geschehen mit vieler Schnelligkeit. Die sphäroïdischen Auftreibungen veränderten rasch den Ort, so dass sie an den sie tragenden Strängen hin- und herzu rücken schienen. Sie änderten fortwährend die Form, aus der spindelförmigen zur kugeligen und umgekehrt; und erst nach längerer Dauer (bis 12 Minuten) solcher Bewegungen wurde die Bildung der Protoplasmastränge wieder die normale. In mehrern Fällen traten solche sphäroïdische Anhäufungen von Protoplasma ganz ausser Zusammenhang mit dem Faden des Stromnetzes, und bewegten sich bis zu 2 Minuten lang in der Zelle frei, bis sie wieder an einen Theil des zusammenhängenden Protoplasmanetzes herantraten und mit diesem in einander flossen. In manchen Zellen der nämlichen Präparate verwandelte sich das bewegliche Protoplasma beim Eintritt der Wärmestarre in einen schaumigen Wandbeleg; die Umgestaltung desselben bei der Abkühlung zu einem Strömungsnetze geschah dadurch, dass die Substanz der die einzelnen Vacuolen trennenden Protoplasmaplatten nach den Berührungskanten je zweier oder dreier solcher Platten sich hinbewegte, so dass die Räume der einzelnen Vacuolen mit einander in offene Communication traten, während die zu Strängen zusammengeflossene Substanz der bisherigen Scheidewände sehr beträchtlich sich streckte. Es scheint, dass die Modificationen der Formenänderung des in der Wärme erstarrenden Protoplasma der Cucurbitaceenhaare zum Theil auf Unterschieden des Alters der betreffenden Zellen beruhen. Der letzte Fall tritt vorwiegend bei der Basis der Haare ferneren, abgelebteren Zellen ein. — Die Zeit, nach deren Ablauf die Strömung in dem bei + 45° C. wärmestarr gewordenen Protoplasma der Haare von Ecbalium wieder eintritt, steht in keinem erkennbaren Verhältnisse zu der Dauer der Einwirkung jener erhöhten Temperatur. Individuelle Unterschiede der Lebhaftigkeit des Vegetationsprocesses mögen hier einwirken. Es betrug beispielsweise die Dauer der Erwärmung

	auf + 45° C.	die Frist vom Beginn der Abkühlung auf die Zimmertemperatur von + 16—17° C. bis zum Eintritt der Bewegung
a	3 Min.	5 Min.
b	4 ,,	9 ,,
c	5 ,,	7 ,,
d	5 ,,	2 ,,
e	6 ,,	5,5 ,,
f	7 ,,	53 ,,
g	20 ,,	4 ,, (und wird sofort sehr lebhaft).

Wurde das Protoplasma bei nur + 40° C. wärmestarr, so erfolgt der Eintritt der Wiederbeweglichkeit auch nicht merklich schneller. Jene Fristen stellten sich hier z. B. auf

a'	5 Min.	3 Min.
b'	5 „	7 „
c'	10 „	6 „
d'	10 „	10 „
e'	12 „	$3\frac{1}{2}$ „

Bei schneller Erwärmung der Brennhaare von Urtica auf + 40° C. und darüber sah Max Schultze[1]) häufig aus dem glatten Contur, welcher das wandständige Protoplasma gegen die axile Vacuole besitzt, kugelige, keulenförmige und fadenartige Fortsätze hervorgetrieben werden, deren feinste oft eine schlängelnde oder wie tanzende Bewegung zeigten. Bei der Abkühlung verschwanden sie allmälig wieder und es trat die normale strömende Bewegung des Protoplasma wieder ein. Die rasche Erwärmung der Staubfadenhaare von Tradescantia virginica auf die nämliche Temperatur bringt bei einer Einwirkung von etwa 6 Minuten das Auftreten kugeliger Anschwellungen an den sehr dünn werdenden Strömungsfäden hervor[2]), die kugeligen Anschwellungen rücken in gleitender Bewegung an den Fäden hin und her. Einzelne schnüren sich durch Zerreissen der Strömungsfäden ab und bewegen sich langsam, amoebenartig in der Vacuolenflüssigkeit. Nach 30 Minuten beginnt das Strömungsnetz sich wieder herzustellen, nach 8 Stunden wurde dasselbe in vollständiger Ausbildung wieder beobachtet[3]). Ich sah nach 15 Minuten Verweilens zwischen Glasplatten der Staubfadenhaare von Tradescantia in einer Temperatur von + 47° C. das bewegliche Protoplasma theils zu kugeligen, freien oder durch dünne Fäden verbundenen Klumpen geballt, theils mit dem Wandbeleg vereinigt, durchwegs strömungslos. Nach 20—35 Minuten war das Protoplasma noch starr, seine Anordnung unverändert. Erst nach 55 Min. bis 1 Stunde 50 Minuten war das Protoplasmanetz wieder angelegt, und erst nach einer weiteren Stunde wurden deutliche Strömungen in demselben beobachtet. Nach Einbringung von Tradescantiablüthenknospen (in deren Staubfadenhaaren zuvor die strömende Bewegung constatirt worden war) aus der Zimmertemperatur in einen auf 50° C. erwärmten Raum sah ich, nach 40 Minuten Aufenthalt in dieser Wärme, in allen darauf untersuchten sehr zahlreichen Haarzellen die Stränge beweglichen Protoplasmas verschwunden, und nur einen Wandbeleg aus Protoplasma vorhanden. Offenbar hatte sich die Substanz der Stränge in diesen zurückgezogen. Aber schon 15 Minuten nach dem Beginn der Abkühlung stellte das Strömungsnetz sich wieder her, indem aus der Innenfläche des Wandbelegs schlank-keulenförmige Hervorragungen sprossten, die zu Fäden sich verlängerten.

Der constante elektrische Strom ist ohne Einfluss auf die Bewegungserscheinungen des Protoplasma. Um eine entrindete Charenstammzelle mit strömendem Protoplasma wurde ein schraubenlinig gewundener Draht gelegt, dessen Windungen den Reihen von Chlorophyllkörnern parallel waren. Die Durchleitung des constanten Stroms einer starken Säule von 10—30 Elementen blieb ohne Wirkung, gleichviel ob die Achse der Drahtwindungen der Achse der Charenzelle parallel oder zu ihr senkrecht war[4]). Dagegen wirkt der Schliessungs- oder Oeffnungsschlag der galvanischen Kette auf das Protoplasma gleich einer vorübergehenden Quetschung, einem schroffen Temperaturwechsel. Der Schliessungsschlag einer Kette unterbricht bei genügender Intensität die Strömung des Protoplasma der Chara auf kurze Zeit, gleichviel in welcher Richtung der Strom durch die Zelle geht. Im constanten Strome stellt sich dann die Strömung mit ihrer ursprünglichen Geschwindigkeit wieder her[5]). Die Bewegungen des Protoplasma der Brennhaare von Urtica werden von den Schlägen des Inductionsapparates unterbrochen; bei kräftiger und hinreichend lang dauernder Einwirkung für immer, bei kürzerer vorübergehend. Die erste Veränderung, die man nach Schliessung des Kreises für nur eine oder einige Secunden, nach der Ertheilung einer kurzen Reihe von Schlägen an das Haar wahrnimmt, besteht in der Regel in dem Auftreten einer grösseren oder geringeren Menge von Fäden verschiedener, oft äusserst geringer Dicke, welche von der Innenfläche des protoplasmatischen Wandbelegs in die Vacuolenflüssigkeit hineinreichen. An ihrem Ende tragen sie eine grössere oder kleinere

1) Protoplasma, Leipzig, 1863, p. 48. 2) Schultze a. a. O. 3) Kühne, Protoplasma, p. 103.
4) Becquerel in Comptes rendus 1837, II, p. 784. 5) Becquerel a. a. O. p. 787.

Anschwellung, und man sieht sie in einer fortwährend bald schwächeren, bald stärkeren zitternden oder schlängelnden Bewegung begriffen. Bisweilen sieht man neben den Fäden auch stärkere keulenartige Gebilde hervortreten. Hatte die Einwirkung der Ströme einen gewissen Grad nicht überstiegen, so kann das Fliessen des Protoplasma noch eine Weile fortdauern; ja es kommt häufig vor, dass die Fäden und Keulen wieder verschwinden und die normale Anordnung des Protoplasma wieder hergestellt ist. Bisweilen geschieht es nur in der Basis des Haares, während in dessen Spitze das Protoplasma klumpig wird und dauernd bewegungslos bleibt. Dieselbe dauernde Bewegungslosigkeit tritt ein bei allgemein heftigerer oder länger andauernder Einwirkung der Inductionsströme[1]). Die Strömungsfäden des Protoplasma der Tradescantiahaare werden unter dem Einfluss stärkerer elektrischer Schläge deutlich varicös. An den Fäden sammelt sich ein Theil des Protoplasma zu sphäroïdischen Tropfen an[2]). Waren die Schläge nicht allzukräftig, so tritt nach einiger Zeit normale Anordnung und Strömung des Protoplasma wieder ein[3]). Liegen die Tradescantiahaarzellen zwischen sehr spitzen Elektroden (feinen Staniolspitzen von 1 Mm. Entfernung, die mit Ausnahme der Enden mit einer Lösung von Mastix in Chloroform bestrichen sind), und werden so die Ströme grösster Dichte allein durch ein beschränktes Stück der Zellen geleitet, so stocken bei Anwendung einzelner Inductionsschläge die Bewegungen in den Protoplasmasträngen nun in einer Ausdehnung von etwa einem Viertel der ganzen Zellenlänge unter Bildung von Klumpen und Kugeln. Die veränderte Stelle befindet sich immer zwischen den Elektrodenspitzen, während die übrigen Theile der Zelle Anordnung und Strömung des Protoplasma unverändert zeigen; gleichviel ob sie in der Mitte oder an den Enden lagen[4]).

§ 11.

Mechanik der Protoplasmabewegungen.

Die Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzen sind in aller Mannichfaltigkeit der äusseren Erscheinung wesentlich gleichartig.

Die Substanz, an und in der sie erfolgen, ist überall in der Hauptsache von übereinstimmender Beschaffenheit: ein Körper aus der Reihe der Colloïde, in seinem Aggregatzustande in der Mitte stehend zwischen dem festen und dem flüssigen. Verschiedenheiten der einzelnen Fälle beziehen sich nur auf Nebenumstände: grösseren oder geringeren Wassergehalt und damit zusammenhängende geringere oder grössere Dichtigkeit; einen höheren oder niederen Grad der Veränderlichkeit der äusseren Form, der Beweglichkeit der einzelnen Theile, Abweichungen der Färbung. Die Beweglichkeit setzt allerwärts sehr ähnliche, annähernd gleiche äussere Verhältnisse voraus: reichliche Zufuhr von Wasser, Zutritt von Sauerstoff, eine Temperatur innerhalb bestimmter, nicht weit auseinander liegender Gränzen. Diese durchgreifende Gemeinsamkeit in den Bewegungserscheinungen des Protoplasma bedingt, dass eine Zerlegung der Erscheinung in Einzelvorgänge, eine Erklärung ihrer näheren Ursachen alle bekannten Modificationen derselben umfasse.

Jeder Versuch, eine Vorstellung über die Mechanik der Bewegungserscheinungen des Protoplasma zu gewinnen, setzt nothwendig die Annahme einer Or-

1) Brücke in Sitzungsber. Wiener Acad. 46, 1862, p. 2. Die Beobachtungen sind wiederholt durch Max Schultze, Protoplasma, p. 45.

2) Heidenhain, Studien physiol. Inst., Breslau 2, 1861, p. 66. Max Schultze a. a. O. p. 45.

3) Heidenhain a. a. O. 4) Kühne, Protoplasma, p. 98.

ganisation des Protoplasma voraus: eines eigenartigen Baues derselben, welcher von dem Aggregationszustande breiartiger oder flüssiger anorganischer Körper wesentlich abweicht. Sei diese Annahme ausdrücklich ausgesprochen oder stillschweigend vorbehalten, — sie ist unerlässlich. Denn in flüssigen oder halbflüssigen nicht organisirten Körpern sind die Moleküle der Substanz nicht nach allen Richtungen gleich leicht verschiebbar. Die Beobachtung lehrt aber sofort, dass im lebenden und beweglichen Protoplasma diese Verschiebbarkeit in bevorzugten Richtungen die in anderen Richtungen überwiegt, dass die Moleküle nach bestimmten Richtungen hin stärker einander adhäriren als nach anderen. Nur scheinbar ist die hyaline Grundmasse des Protoplasma eine homogene Substanz; nur die Unvollkommenheit der gegenwärtig noch uns zu Gebote stehenden optischen Hülfsmittel hindert die Erkennung einer bestimmten Structur desselben, die aus seinen Gestaltänderungen und Strömungsbewegungen unvermeidlich gefolgert werden muss.

Die Erwähnung der Versuche, als nächste Ursache gewisser einzelner Bewegungserscheinungen des Protoplasma ausserhalb, nicht innerhalb desselben wirkende Kräfte aufzufinden, hat kaum noch ein Interesse. So z. B. die Vermuthung, ein die Innenwand der Zelle bekleidender Ueberzug schwingender Wimpern verursache die Bewegungen bei Closterium [1]: — oder die, elektrische Spannungen zwischen den parallelreihig geordneten Chlorophyllkörnern seien die Ursache der Strombewegung des Protoplasma in den Zellen der Characeen [2]. Es ist schon oben hervorgehoben, dass die Protoplasmabewegungen unter sich so wesentlich gleichartig sind, dass jeder Erklärungsversuch von vorn herein für verfehlt gelten muss, der nicht alle bekannten Fälle begreift. Eine nähere Erörterung verdient die Ansicht, welche die körnigen Einlagerungen des Protoplasma für den Sitz der bewegenden Kraft hält. Von einigen Fällen auffallend lebhafter Brown'scher Körnchenbewegung (Tanzbewegung, sogenannter Molekularbewegung) ausgehend, und gestützt auf die Wahrnehmung, dass die Schnelligkeit der im Protoplasma sich fortbewegenden Körper innerhalb der nämlichen Zelle häufig eine sehr verschiedene ist, gelangte Meyen [3]) zu der Annahme, dass die Bewegung, zum Theil wenigstens, von den Körnchen ausgehe, »dass diese in sich selbst die Ursache der Bewegung entwickeln können, und nicht immer vom Zellsafte mechanisch mit fortgeführt werden.« Die Meyen selbst nicht unbekannt gebliebenen Ortsveränderungen körnchenfreien Protoplasmas, der bei der Abzweigung neuer Protoplasmastränge von alten in complicirten Strömungssystemen, z. B. in denen der Staubfadenhaare von Tradescantia mit grösster Deutlichkeit hervortreten; die rasche Fortführung anderwärts ruhender oder nur der langsamsten Lagenveränderung fähiger Körper durch Strömungen körnchenlosen oder feinstkörnigen Protoplasmas, wie des Zellkerns in jungen Charenzellen, der Chlorophyllkörper und des Zellkerns in den inneren Blattzellen von Vallisneria, in den Haaren von Cucurbitaceen, sprechen so entscheidend gegen diese Ansicht Meyens, dass dieselbe auch dann nicht einen Anhänger gefunden hat, als durch die nach Meyen erst gemachte Beobachtung der Gegenläufigkeit relativ grosser Körnchen in äusserst dünnen Protoplasmasträngen [4]) ihr eine neue Stütze geliefert zu werden schien.

Alle Forscher, die mit den Bewegungserscheinungen des Protoplasma der Pflanzen, und denen der im Thierreiche in weiter Verbreitung vorkommenden, in allen wesentlichen Eigenschaften ihm gleichartigen Substanz sich neuerdings beschäftigt haben, sind einstimmig darin, dem Protoplasma Contractilität zuzuerkennen. In Contractionen der halbflüssigen Grundmasse des Protoplasma wird die Ursache seiner Bewegungen gesucht. »Die Bewegung der Protoplas-

---

1) Focke, Physiol. Studien, 1. 2) Amici.
3) System der Pflanzenphysiol. II, p. 235, p. 256.
4) Unger, Anat. u. Physiol. d. Pfl. Pesth 1855, p. 280; Max Schultze im Archiv f. Anat. u. Phys. 1858, p. 336.

masubstanz in ihrer normalen Form... verhält sich ganz wie eine in fortschreitender Contraction und Expansion befindliche Substanz. — Alles... deutet darauf hin, dass das Protoplasma nicht als eine flüssige, sondern als eine halbflüssige contractile Substanz angesehen werden müsse, die der thierischen Sarcode zunächst vergleichbar ist, wo nicht als identisch mit dieser zusammenfällt[1]). »Wir können nicht anstehen, als Ursache der Körnchenbewegung im Protoplasma der Pflanzen Contractilität anzusehen«[2]). Als wesentlichen Grund für die Bezeichnung des Protoplasma als einer contractilen Substanz (ein Ausdruck der von der Zusammenziehung gereizter Muskeln hergeleitet ist), wird allseitig die angebliche Reizbarkeit des Protoplasma hervorgehoben: »Reize niederer Art, wie Wärme, Elektricität, chemische Agentien, wirken erregend auf den Saftstrom«[3]). Dieser Ausspruch, Contractilität des Protoplasma sei die Ursache der Bewegungen desselben, ist mehrdeutig und bedarf einer näheren Präcisirung. Es kann das Verhältniss dahin aufgefasst werden, dass innerhalb des geformten Protoplasma eine Flüssigkeit sich befinde, welche diejenigen Körnchen suspendirt enthält, deren Ortsveränderungen auf Strömungen im Protoplasma schliessen lassen; und dass diese Strömungen durch Zusammenziehungen der peripherischen Theile des Protoplasma hervorgerufen werden, welche auf die eingeschlossene Flüssigkeit einen Druck üben. Einen sehr schroffen Ausdruck hat diese Auffassung durch Hartig erhalten[4]); einen dadurch besonders anmuthenden, dass er von der Voraussetzung ausgeht, die eigenthümliche Organisation des Protoplasmas, die Gränzlinien zwischen den contractilen und passiv bewegten Theilen ausserhalb der Gränze des mikroskopischen Sehens zu verlegen, durch Brücke[5]); daselbst: »in den sogenannten Protoplasmasträngen in den Brennhaaren der Nessel haben wir es mit einem lebendigen contractilen Zellenleibe, einem Elementarorganismus zu thun, in welchem eine körnerreiche Flüssigkeit fortbewegt wird. Wenn man bei starker Vergrösserung das Mikroskop so einstellt, dass die Mittelebene des Haares sich in deutlichem Sehen befindet, so unterscheidet man am leichtesten die eigenen Bewegungen des Zellenleibes von denen der körnerreichen Flüssigkeit, welche in ihm strömt. Man sieht dann seinen optischen Längsschnitt, und einerseits die Körnchen, die sich in ihm fortbewegen, andererseits die Wülste, die er gegen die Intracellularflüssigkeit austreibt; man sieht, wie sie wachsen, wie sie ihren Ort verändern und wieder vergehen. Man wird sich durch das Fortrücken des Wulstes nicht täuschen lassen zu glauben, dass das sogenannte Protoplasma fliesse, . . . selbst nicht, wenn ein singulär gebildeter Theil desselben durch das ganze Sehfeld fortrückt. Ich habe solche Theile verfolgt und gefunden, dass sie endlich stille stehen und dann langsam wieder gegen ihren früheren Ort zurückkehren. Die Bewegung war kein Fliessen, sie war nur eine Folge der Contractilität. Ich kann nicht sagen, ob diese Contractionen die einzige Ursache der Bewegung der körnerreichen Flüssigkeit im Zellenleibe sind, aber dass sie auf dieselbe einen wesentlichen Einfluss üben müssen, versteht sich wohl von selbst.« Ebenso Heidenhain[6]).

Wir können aber zweitens die Contractilität des beweglichen Protoplasmas uns so vorstellen, als ob seine Masse, analog dem Verhalten eines sich zusammenziehenden Muskels, die Fähigkeit besässe, die Anordnung ihrer kleinsten Theilchen in der Art zu ändern, dass dieselben vorübergehend nach einer anderen Richtung des Raums sich gruppiren, um weiterhin zu der früheren zurückzukehren. Die Strömungsbewegung der eingeschlossenen Körnchen wäre dann nur eine scheinbare; hervorgerufen dadurch, dass die ganze die Körnchen enthaltende Substanz unter Verschiebung ihrer Masse zeitweilig den Ort ändert, ähnlich wie ein gespannter Kautschukstreifen, wenn eines oder beide seiner Enden losgelassen werden. Diese Vorstellungen finde ich zwar nirgends mit Entschiedenheit ausgesprochen. Sie hat aber offenbar nichts Widersinniges. Für die Bewegungen des Protoplasma in wechselnden Richtungen und in veränderlichen Bahnen bedarf sie nur der bei jedem Erklärungsversuch den Gestaltände-

---

1) Unger, Anat. u. Phys. d. Pfl., Pesth 1855, p. 282. 2) M. Schultze, Protoplasma, p. 50.
3) Unger a. a. O., vergl. auch M. Schultze a. a. O., Kühne, Unters. üb. d. Protopl., p. 96.
4) Bot. Zeit. 1855, p. 164. 5) Sitzungsb. Wiener Akad. 44, 2, p. 381; 46, 2, p. 1.
6) Studien des physiol. Instit. Breslau, 2, 1862, p. 67.

rungen beweglichen Protoplasmas unabweisbaren Hülfshypothese des Auftretens neuer Gestaltungstriebe an bestimmten Punkten der Masse: für die in stetig gleicher Richtung erfolgende Bewegung des Protoplasma in constanten Bahnen der Hülfshypothese einer stetigen Ortsveränderung der bewegten Protoplasmaschicht in Richtung des Gleitens der Körnchen: einer Rotation der bewegten Protoplasmamasse innerhalb der relativ ruhenden peripherischen Schicht.

Beide Hypothesen trifft aber der Vorwurf, dass sie die zu erörternde Erscheinung nur umschreiben, nicht erklären. Die Contractilität des Protoplasma, welche beide voraussetzen, ist ein unbestimmter Begriff; die Contraction des Protoplasmas ein Vorgang, auf dessen Mechanik die Hypothese gar nicht eingeht. In vollem Maasse gilt dies von der zweiten, obendrein überkünstlichen, während von der ersteren zugegeben werden muss, dass sie bemüht ist, das Phänomen in zwei getrennte Momente zu zerlegen, deren zweites vom ersten ursächlich bedingt ist. Diese Anschauung, dass »im Innern des Protoplasmas eine körnerreiche Flüssigkeit ströme, welche durch die Contractionen des Protoplasmas in Bewegung gesetzt werde,« — ist zwar durchführbar auch nach Zugeständniss der Thatsache, dass alle Theilchen des Protoplasma leicht gegen einander verschiebbar, flüssig seien. Denn es bedarf nur der Annahme einer geringen Differenz dieser Verschiebbarkeit, einer stellenweis grösserer Cohäsion der Theilchen, um aus Contractionen der zäheren Massen Bewegungen der eingeschlossenen leichtflüssigern abzuleiten. Aber wie, mittelst welches Mechanismus, geschehen diese Contractionen? — Doch es ist die weitere Erörterung dieser Vorstellung ganz unnöthig. Sie steht im Widerspruch mit einer leicht zu constatirenden Grunderscheinung der Protoplasmabewegung: mit der Thatsache, dass beim Eintritt einer Strömung in einer zuvor ruhenden Protoplasmamasse die Bewegung in einer, dem Ziele derselben entgegengesetzten Richtung sich fortpflanzt, dass in die begonnene Bewegung nur solche Theile des bis dahin bewegungslosen Protoplasmas ergreift, welche den zuerst in Strömung gerathenen von rückwärts angränzen (S. 17 und 38). Dies ist absolut beweisend gegen die Zulässigkeit der Annahme, dass eine Zusammenziehung der peripherischen Schicht der Protoplasmamasse die Ursache sei, welche die körnerreiche innere Substanz des Protoplasma vorwärts treibt. Denn in diesem Falle müsste die Fortpflanzung der Bewegung von hinten nach vorn vor sich gehen; nicht von vorn nach hinten, wie dies die Beobachtung überall zeigt. Der Beweis ist so bündig, dass es unnöthig wird, die Schwierigkeit und Künstlichkeit der Anwendung der Hypothese auf zahlreiche Einzelfälle mit Ausführlichkeit hervorzuheben. Es sei nur andeutungsweise daran erinnert, dass häufig in Ortsveränderung begriffene feste Einlagerungen des Protoplasma mit einem Theile ihrer Masse, scheinbar ganz frei, aus demselben hervorragen; — dass häufig Strombahnen entgegengesetzter Richtung dicht neben einander verlaufen; — dass von manchem beweglichen Protoplasma Körper von relativ sehr bedeutender Grösse und Masse mit fortgeführt werden; — dass bei künstlicher Contraction des protoplasmatischen Inhalts langgestreckter Zellen, deren bewegliches Protoplasma in stetig gleicher Richtung rotirt, in mehrere Ballen, innerhalb eines jeden der in einer Längsreihe liegenden Sphäroïde, zu welchen der Zelleninhalt sich zusammenzog, ein besonderer Kreislauf des Protoplasma gleich im Momente der Bildung sich herstellt (S. 52); — dass die Knickung, die Unterbindung, und die örtliche Verstopfung des Lumens durch unbewegliche Inhaltskörper langgestreckter Charenzellen gleichfalls, und in vielen Fällen sofort, zur Bildung zweier gesonderter Rotationssysteme des Protoplasma führt (S. 50). Die letzterwähnten Erscheinungen veranschaulichen in schlagender Weise, wie sehr gering die Cohäsion des beweglichen Protoplasmas ist. Das Streben des von der Contactwirkung der Zellhaut frei gemachten Zelleninhalts, die Gestalt sphärischer Tropfen anzunehmen, genügt zur Aufhebung des Zusammenhanges einer lebhaft strömenden Protoplasmaschicht. — Stränge von auf Glasplatten entwickelten Plasmodien des Didymium Serpula, von Physarum sp., in denen die lebhaftesten Bewegungen stattfinden, können dadurch gedehnt, ja zerrissen werden, dass man über die mässig geneigte Unterlage einen dünnen Strom von Wasser gehen lässt. Offenbar unterscheidet sich der Aggregatzustand auch der dichtesten Parthieen solchen Protoplasmas nur wenig von dem einer tropfbaren Flüssigkeit. Die äusserst geringe Cohäsion der Hautschicht

leichtflüssiger Plasmodien, namentlich an den im Wachsen begriffenen Rändern, lässt mir auch die Auffassung de Bary's nicht annehmbar erscheinen, welcher die Strömung, insbesondere die abwechselnde Umkehrung eines und desselben Stromes, durch wechselnde Contraction und Expansion der Hautschicht an den Enden des Protoplasma zu Stande kommen lässt[1]. Bei den Expansionen müsste der Druck der Atmosphäre überwunden werden, wenn sie saugende Wirkung üben sollen.

Auch der leichtflüssigste Zustand eines beweglichen Protoplasmas ist kein Hinderniss dafür, dass innerhalb seiner Masse, von bestimmten Punkten derselben aus, auf deren übrige Theile Kräfte mit Energie einwirken und Form- wie Ortsveränderungen veranlassen können. Analoge Erscheinungen treten bei der Diffusion einer Flüssigkeit in einer anderen, leicht mit ihr mischbaren ein. Zur Versinnlichung solcher Vorgänge sei an eine Reihe von Beobachtungen erinnert, die an nicht organisirten, tropfbaren Flüssigkeiten angestellt sind, und deren Gegenstand durch äussere Aehnlichkeit der Erscheinungen zum Vergleiche mit den Bewegungen des Protoplasma einladet. E. H. Weber[2] zeigte, wie Lauf, Geschwindigkeit und Verhältniss zur Oberflächenattraction der bei unvollständiger Mengung von Alkohol und Wasser entstehenden Diffusionsströme aufs Deutlichste durch Zusammenbringen eines Tropfens mit Gummigutt verriebenen Wassers, mit einem Tropfen Alkohol zwischen zwei Glasplatten, und Beobachtung der eintretenden Erscheinungen unter dem Mikroskop zur Anschauung gebracht werden können. Derselbe legte ferner dar, dass bei allmäligem Eintrocknen eines Tropfens alkoholischer Harzlösung auf einer Glasplatte mikroskopisch wahrnehmbare Circulationsströme entstehen, die in manchen Stücken an Bewegungserscheinungen des Protoplasma erinnern.

Zum Ausgangspunkte einer, mit den bekannten Thatsachen nirgends im Widerspruch stehenden Hypothese über die Mechanik der Protoplasmabewegungen möge die Thatsache der Veränderlichkeit der Imbibitionsfähigkeit des lebenden Protoplasma für Wasser dienen. Geringfügige äussere Einwirkungen, wie leichte mechanische Verletzungen, rascher Temperaturwechsel, verringern diese Imbibitionsfähigkeit auch in dem ruhenden protoplasmatischen Wandbeleg lebhaft vegetirender Zellen. Er sinkt auf einen kleineren Raum zusammen, ohne seine Gestalt wesentlich zu ändern (S. 9), ein Vorgang, der nur mittelst Ausstossung von Wasser, mittelst Verringerung seiner Capacität für Wasser zu Stande kommen kann. Es kommen in vielen Fällen spontane, periodische Aenderungen des Wassergehalts des Protoplasma vor. Sie sind nachweislich bei solchem Protoplasma, welches contractile Vacuolen enthält (S. 14); nachweislich in den raschen Aenderungen der Dehnbarkeit identischer Stellen der peripherischen Schicht des protoplasmatischen Inhalts von Zellen (S. 15). Bei Anwesenheit mehrerer contractiler Vacuolen in derselben Zelle geschehen deren Contractionen in bestimmter Ordnung und in bestimmter, rhythmischer Aufeinanderfolge (S. 15). Ein periodisch sich steigerndes und wieder abnehmendes Vermögen der Wasseraufnahme kommt ferner unzweifelhaft einer anderen organisirten pflanzlichen Substanz zu: denjenigen festen, elastischen Zellmembranen, welche an der Zusammensetzung der Bewegungsorgane complicirter gebauter Pflanzen betheiligt sind[3]. Diese Thatsachen leiten zu der Vorstellung, dass im beweglichen Protoplasma bestimmte, mikroskopisch nicht unterscheidbare Theile desselben periodisch eine gesteigerte Capacität für Wasser erlangen, auf welchen Zustand eine Verringe-

1) de Bary, die Mycetozoen, Lpz. 1864, p. 47, p. 50.
2) Sitzungsber. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., math. phys. Cl. 1854, p. 57.
3) Hofmeister in Flora 1862, p. 467.

rung dieser Capacität, und damit eine Ausstossung eines Theiles des zuvor aufgenommenen folge. Diese periodischen Aenderungen des Wassergehalts mögen in verschiedenen Theilchen des Protoplasma zu ungleichen Zeiten eintreten. Dann wird die, von den ihre Capacität für Wasser verringernden Parthieen ausgeschiedene Flüssigkeit zu den Parthieen sich hinbewegen, deren Imbibitionsfähigkeit im Zunehmen begriffen ist. — Die Beobachtung zeigt, dass jede Aussenfläche einer organisirten Protoplasmamasse dem Eintritte und dem Durchgange von Flüssigkeiten einen gewissen Widerstand entgegensetzt, einen Widerstand, der durch mechanische Zerstörung der bisherigen Anordnung des Protoplasma sofort aufgehoben wird. Hieraus folgt, dass eine Organisation des Protoplasma bestehen muss, vermöge deren bestimmte Theile desselben dem Eintritt von Wasser grösseren Widerstand leisten, als andere. Es ist wohl begreiflich, dass bei Aenderungen der Imbibitionsfähigkeit für Wasser gewisser Portionen der Masse des Protoplasma die an Wassercapacität wachsenden bereitwilliger und leichter das von den an Wassercapacität sinkenden ausgestossene Wasser aufnehmen, als Flüssigkeit aus etwa vorhandenen intracellularen Vacuolen, oder als Wasser, welches von aussen her an die peripherische Schicht des Protoplasma tritt.

Die zur Zeit allgemein geläufige Vorstellung der molekularen Constitution von Lösungen und Quellungszuständen betrachtet jedes Molekül fester Substanz als umgeben von einer Hülle aus Flüssigkeit. In Zuständen grösseren Wassergehalts eines Colloïds, eines der Quellung mit Wasser fähigen Körpers sind diese Wasserhüllen von grösserer Mächtigkeit, als bei geringerem Wassergehalte. Wenn ein der Imbibition von Wasser fähiger Körper seine Capacität für Wasser verringert, so nimmt die Mächtigkeit der Wasserhüllen ab, und die Moleküle rücken näher aneinander. Umgekehrt bei Zunahme der Wassercapacität. Gränzt ein Molekül, dessen Wassercapacität abnimmt, an ein solches, dessen Imbibitionsfähigkeit wächst, so erfolgt — beide Moleküle vom Einfluss anderer Kräfte frei gedacht — eine Annäherung beider. Denn die Entfernungen der Mittelpunkte d zweier isodiametrischer Körper gleichen Volumens ν, von denen der eine an Volumen verliert, während der andere das gleiche Maass an Volumen a gewinnt, betragen vor dieser Volumenänderung $d = \frac{2\sqrt[3]{\nu}}{2}$; nach demselben $d^1 = \frac{\sqrt[3]{\nu+a} + \sqrt[3]{\nu-a}}{2}$, wobei nothwendig $d > d^1$. Wenn vier im Uebrigen freie, von Wasserhüllen umgebene Moleküle veränderlicher Wassercapacität in linearer unlösbarer Verbindung stehen; wenn ihre Entfernung von einander durch die Mächtigkeit der sie umgebenden Wasserhüllen bedingt ist, und wenn die beiden Endmoleküle der Reihe ν^1 und ν^4 in ihrer Wassercapacität stationär bleiben, das zweite Molekül ν^2 an Imbibitionsfähigkeit zu, das dritte ν^3 abnimmt, so wird zwar der Mittelpunkt von ν^2 durch die Zunahme der Hüllendicke von ν^2 etwas vom Centrum von ν^1 entfernt, und wenn $a < \frac{\nu}{2}$, so geschieht das Nämliche auch noch für den Mittelpunkt von ν^3, trotz der Verringerung des Durchmessers von ν^3; der Mittelpunkt von ν^4 aber wird an den von ν^1 um eine beträchtlichere Grösse herangerückt. Die Endpunkte der Reihe nähern sich, und zwar wird ν^4 nach ν^1 hin bewegt, denn es fliesst das von ν^3 ausgestossene Wasser nach ν^2 hin um die Mächtigkeit der Wasserhülle von ν^2 zu vermehren. Wenn umgekehrt ν^3 an Wassercapacität

zu- und ν^2 daran abnimmt, so wird der Endpunkt der Reihe ν^1 nach ν^4 hin bewegt.

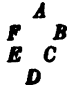
Wird diese Vorstellung auf längere, nach allen Richtungen des Raumes geordnete Reihen wasserumhüllter Moleküle übertragen, so genügt sie vollständig zur Versinnlichung der Mechanik des in veränderlichen Richtungen und Bahnen fliessenden Protoplasmas. In ihrer Imbibitionsfähigkeit stationär sind solche Moleküle des Protoplasma, welche sich im gegebenen Zeitpunkte im Zustand der Sättigung mit Wasser befinden, und ihr Vermögen der Wasseraufnahme zunächst weder vermehren noch vermindern. Angränzende Moleküle zunehmender Imbibitionsfähigkeit werden auf jene stationären nur dann Einfluss üben, einen Theil des Imbibitionswassers denselben zu entziehen vermögen, wenn nicht gleichzeitig von anderen benachbarten, in Verminderung der Capacität für Wasser begriffenen Molekülen aus den an dieser Capacität zunehmenden die Menge von Flüssigkeit zugeführt wird, um welche sie ihre Wasserhüllen zu vermehren vermögen. Ist dies nicht der Fall, so nehmen die an Imbibitionsfähigkeit wachsenden Moleküle Wasser, wo sie es finden. Ihre Nachbarschaft wirkt dann auf die stationären wie eine plötzliche Wasserentziehung durch Aenderung des umgebenden Medium; sie drückt ihre Fähigkeit zur Zurückhaltung des aufgenommenen Wassers herab. Die stationären Moleküle betheiligen sich nicht activ an der Bewegung. Im Allgemeinen umschliessen aus ihnen zusammengesetzte Schichten die strömenden Massen. Aus stationären Molekülen bestehen die ruhenden Parthieen zwischen denen ohne feste Abgränzung strömende Bänder oder Stränge von Protoplasma verlaufen, aus ihnen bestehen die starreren Theile peripherischer Schichten. Die Stabilität ihrer Imbibitionsfähigkeit für Wasser ist nur eine relative; auch der Zeit nach begränzt. Ihre Wassercapacität kann zu anderen Zeitabschnitten eine veränderliche werden. Aber selbst während sie stationär bleibt, können sie in die Bewegung des activ strömenden Protoplasma passiv hineingezogen werden. Die zähe Flüssigkeit des Protoplasma besitzt einen zwar nur geringen Grad der Cohäsion. Aber dieser Cohäsion wirken — ausser etwaiger Bewegung in den Stromrichtungen des beweglichen Theiles — keine anderen Kräfte entgegen, als die Adhäsion an angränzende feste Körper und die Schwere. Beide sind unter gewöhnlichen Verhältnissen minder gross als jene. Wenn das fliessende Protoplasma aus einem Theile des Plasmodium in grosser Menge hinwegströmt, so folgen die ruhenden Protoplasmaparthieen, insbesondere die Hautschicht, vermöge der Adhäsion an die sich entfernende bewegliche Substanz. Wenn dabei, wie gewöhnlich, die Flächenausdehnung der ruhenden Parthieen sich verringert, so muss ihre Mächtigkeit (Dicke) zunehmen — ein Fall der bei dem Eingezogenwerden von Aesten eines Plasmodium in dessen Hauptmasse an der Dickenzunahme der Hautschicht sichtlich hervortritt[1]).

Es trete an irgend einer Stelle des Plasmodium innerhalb bis dahin ruhen-

1) Kaum brauche ich hervorzuheben, dass auch relativ ruhende Massen dadurch in active Bewegung übergehen können, dass die relative Stabilität der Imbibitionsfähigkeit ihrer Moleküle abnimmt; ein Fall, der bei Einziehung entleerter Schläuche aus Hautschicht in die Hauptmasse eines Plasmodium (S. 25) eben so sicher sich zeigt, wie während der Verflüssigung der ruhenden Sclerotienzustände von Myxomyceten.

den Protoplasma eine — auf zur Zeit unbekannten Ursachen beruhende — Zunahme der Wassercapacität der Moleküle ein, welche an der Eintrittsstelle rasch anwachse, von da aus in einer gegebenen Richtung auf andere Moleküle sich fortpflanze; und in der Verlängerung dieser Richtung erfolge gleichzeitig eine Verminderung der Wassercapacität ferner liegender Moleküle. Der Erfolg ist eine Bewegung des von den minder imbibitionsfähigen an die imbibitionsfähigeren Moleküle abgegebenen Wassers nach der Eintrittsstelle der Zunahme der Imbibitionsfähigkeit hin. Zu den Theilen des Protoplasma, welche Wasser an sich reissen, geht von denen, welche Wasser ausstossen, eine Strömung hin. Wenn die Massen des angezogenen und ausgestossenen Wassers im Verhältniss zur Masse der festen Kerne der wasserumhüllten Moleküle sehr gross angenommen werden, so kann dieser Strömung Kraft genug beigemessen werden, dass sie auch ihr im Wege liegende nicht zu schwere Körper, auch die Wasser abgebenden Moleküle des Protoplasma selbst, mit sich fortreisse. Die seitliche und die Endumgränzung ist der in Strömung begriffenen Masse durch die Nachbarschaft relativ stationärer Molekülegruppen gesetzt. Die Strömung dauert in der gegebenen Richtung so lange, bis die an Imbibitionsfähigkeit gewachsenen Moleküle ihren (relativen) Sättigungsgrad erreicht haben. Dann folgt Ruhe. Tritt nun (wie dies die Regel ist) nach kurzer Frist in ungefähr den nämlichen Molekülegruppen, deren Aenderung der Wassercapacität zuvor die Strömung in der erst gegebenen Richtung veranlasste, eine neue Zu- und Abnahme der Wassercapacität in umgekehrter Richtung und Reihenfolge ein, so wird im Protoplasma eine Strömung auftreten, welche der vorigen entgegengesetzt verlauft, und gleich jener am Ziele beginnt, nach rückwärts sich fortpflanzt, sich beschleunigt, dann verlangsamt und endlich still steht. An der neuen Strömung betheiligt sich meistens eine grössere oder eine geringere Zahl von Molekülen als an der vorausgegangenen. Theile des Protoplasma, die zuvor strömten, verharren beim Eintritt der neuen Bewegung im Ruhezustande oder umgekehrt. So wird nach der einen der beiden abwechselnden Richtungen dauernd mehr Masse des Protoplasma geführt, als nach der anderen; oder die Stromrichtung wird abgelenkt. — Die Bildung neuer Sprossen eines Plasmodium fällt unter den nämlichen Gesichtspunkt.

Zur Versinnlichung der Strömung des Protoplasma in constanten Bahnen bedarf es der Voraussetzung, dass der Uebergang aus einem stationären Zustande der Wassercapacität in einen abnehmenden, aus diesem in einen zunehmenden, und aus diesem endlich wieder in einen abnehmenden stetig nach der nämlichen Richtung in Reihen von Protoplasmamolekülen fortschreite, welche zu in sich selbst zurücklaufenden Schleifen geordnet sind. Das Fortrücken dieser Aenderung der Imbibitionsfähigkeit geschieht in den bekannten Fällen in vielen parallelen Bahnen mit gleicher Geschwindigkeit; der Strom fliesst in gleicher Bahn. Wo er an der Wand der Zelle hin sich bewegt, in der einen Längshälfte auf- in der anderen absteigend, da ist anzunehmen, dass die beiden Stromrichtungen durch Längsreihen in ihrer Imbibitionsfähigkeit relativ stationärer Moleküle getrennt seien.



Denke man sich sechs Protoplasmamoleküle *A—F* in einen Kreis geordnet. In einem gegebenen Zeitabschnitte sei *A* in seiner Imbibitionsfähigkeit stationär, gesättigt; *B* nehme an derselben ab, stosse Wasser aus, *C* nehme daran zu, ziehe Wasser an; so bewegt sich Wasser von *B* nach *C*. Das bisher stationäre Molekul

D nehme jetzt an Imbibitionsfähigkeit zu, *C* ab, *B* werde stationär. Dann geht das Fliessen des Wassers von *C* nach *D* weiter. Und so fort, bis der Strom bei *A* anlangt. Dann erhöht *B* aufs Neue seine Wassercapacität, und der Kreislauf beginnt von Neuem. Selbstverständlich kann der Wechsel zwischen Sättigung, Abnahme und Zunahme der Imbibitionsfähigkeit innerhalb einer in sich zurückkehrenden Strombahn beliebig oft gedacht werden; die räumliche Ausdehnung einer in sich selbst zurücklaufenden, kreisenden Protoplasmaströmung kann beliebig gross sein.

Auch auf die Bewegungen der schwingenden Wimpern von Schwärmsporen und Spermatozoiden findet die Vorstellung Anwendung, dass die Orts- und Raumveränderungen dieser Organe durch in bestimmter Ordnung einander folgende Schwankungen der Capacität der Protoplasmamoleküle für Wasser bedingt seien. Angenommen, es seien an den Aussenflächen der schlank kegelförmigen Wimper Gruppen von Molekülen, welche ihre Imbibitionsfähigkeit periodisch ändern, so angeordnet, dass sie ein schraubenlinig ansteigendes Band darstellen. Wenn innerhalb dieses Bandes, von unten nach oben fortschreitend, Querzonen von Molekülen plötzlich, sehr rasch und sehr beträchtlich die Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen verringern, Wasser ausstossen, und dadurch näher an einanderrücken, so wird an dem betreffenden Orte eine Kante der Wimper verkürzt, und die zuvor gerade gestreckte Wimper macht hier eine concave Krümmung. Die Stellen der Kantenverkürzung und Einbiegung rücken an der Wimper aufwärts; dann beschreibt dieselbe selbst eine Schraubenlinie, deren Umlaufsrichtung derjenigen des Bandes aus Molekülen veränderlicher Capacität für Wasser entgegengesetzt ist. Wenn die Imbibitionsfähigkeit der betreffenden Moleküle wieder zunimmt, so wird die schraubenlinige Windung der Wimper durch Streckung, durch Vermehrung der Steilheit der Windungen und endliche Rückdrehung der Torsion wieder ausgeglichen.

Die gemeinhin als Reizungsphänomene bezeichneten Formänderungen und Unterbrechungen der Bewegungen beweglichen Protoplasmas, wie das Knotigwerden von Strängen desselben, oder die Einziehung solcher Stränge in grössere Massen, die Abrundung des charakteristisch gestalteten Protoplasma zu sphäroïdische Klumpen bei Einwirkung mechanischer Eingriffe, elektrischer Schläge, nachtheiliger Temperaturen, schädlicher Substanzen lassen sich betrachten als Beeinträchtigungen des nach bestimmten Richtungen bevorzugt gesteigerten oder verminderten Imbibitionsvermögens desselben; als Ausgleichung der Dicke der Wasserhüllen der einzelnen Moleküle nahe an ein gemeinsames gleiches Maass, und als daraus folgende Annäherung der Umgränzung des Protoplasma an die typische, sphäroïdische Gestalt der Flüssigkeitstropfen überhaupt. Eine Reihe von Erscheinungen lässt sich nicht ohne Weiteres unter diesen Gesichtspunkt bringen: die Bildung zapfenartiger Vorsprünge aus der Innenfläche des protoplasmatischen Wandbelegs der Nesselhaare, welche bei Durchleitung von Inductionsschlägen bestimmter Intensität, oder bei plötzlicher und bedeutender Steigerung der Temperatur statt hat (S. 59), die Bildung ähnlicher Protuberanzen an dem axilen Protoplasmastrange der Endospermzellen von Ceratophyllum bei leichter Quetschung der Zelle (S. 51). Diese Vorkommnisse würden sich aber erklären lassen durch die Annahme, dass hier in der peripherischen Schicht des Protoplasma sehr hoch gesteigerte örtliche Unterschiede der Dehnbarkeit dadurch einträten, dass an bestimmten Stellen derselben die Mächtigkeit der Wasserhüllen der Moleküle durch

die Einwirkung von aussen sehr rasch auf ein Minimum herabgedrückt wird; an anderen Stellen derselben und im Inneren langsamer. Die peripherische Schicht würde dann schneller auf ein kleineres Volumen sich zusammenziehen, als die innere Masse. Letztere würde unter Druck versetzt, und würde an den Stellen geringsten Widerstandes, grösster Dehnbarkeit der peripherischen Schicht — den Stellen, welche die Mächtigkeit der Wasserhüllen ihrer Moleküle am wenigsten verringerten — in Form von Protuberanzen hervortreten [1].

---

1) Ich unterlasse geflissentlich den Versuch, die vorausgesetzten Aenderungen der Dicke der Wasserhüllen des Protoplasma auf Bewegungen der Moleküle der festen Substanz und des Wassers zurückzuführen. Mancherlei Vorgänge sind möglich und denkbar; ihre Erörterung hat zur Zeit aber kaum ein praktisches Interesse.

Zweiter Abschnitt.

Zellbildung.

§ 12.

Primordialzellen; Hinstreben derselben zur Kugelform.

Die Anordnung des Protoplasma zu nach bestimmten Richtungen des Raumes vorwiegend entwickelter, von der kugeligen weit abweichenden Gestaltung ist eine Erscheinung, welche auf die Fälle energischester Thätigkeit des Protoplasma sich beschränkt; einer Thätigkeit, welche in eigenartigen Bewegungen des Protoplasma sich zu erkennen giebt. Jedes Protoplasma, welches — von der Contactwirkung angränzender fester Körper unbeeinflusst, — eine von der sphäroïdischen weit abweichende Form annimmt, besitzt auch spontane Bewegungsfähigkeit. In voller Reinheit treten eigenartige Formen nur bei den Plasmodien der Myxomyceten, den Schwärmsporen und Spermatozoïden auf. Das in Zellen eingeschlossene bewegliche Protoplasma ist stets umhüllt und allseitig umgeben von einer ruhenden oder weit minder beweglichen Protoplasmaschicht (S. 34), welche in ihren Gestaltungsbestrebungen mit denen des eigener Bewegung nicht fähigen Protoplasma übereinstimmt. Wo immer solches, der spontanen Beweglichkeit entbehrendes oder durch äussere Einflüsse ihrer beraubtes, aber der weiteren Entwickelung noch fähiges Protoplasma in Verhältnisse gelangt, unter welchen es frei, der Berührung fester Körper entzogen, in nicht mit ihm rasch mischbaren Medien liegt, da zeigt es das Bestreben, seine Gestalt der Kugelform anzunähern. Eine Eigenschaft, die es mit allen Flüssigkeiten, welche von der Flächenattraction fester Körper, und von der Schwerkraft in Bezug auf ihre Formgestaltung nicht beeinflusst werden, ebenso gemein hat, wie die Umbildung der peripherisch gelagerten Substanz eines Tropfens zu einer dichteren Schicht (S. 9). Beide Erscheinungen treten in deutlichster Weise an den Massen von Protoplasma hervor, deren Besonderung und selbstständige Umgränzung die Bildung neuer Zellen mit fester Haut einleitet. Solche Massen bilden sich in der Zahl und in dem Maasse, als neue Zellen entstehen sollen. Dieser Vorgang tritt nie an lebhaft beweglichem Protoplasma ein: nur an relativ ruhendem oder völlig unbeweglichem. Leichtbewegliches Protoplasma, welches sich anschickt, in umgränzte Massen sich zu sondern, verliert seine Beweglichkeit. Das Volumen, welches eine zusammenhängende Masse von ruhendem Protoplasma zu erreichen vermag, hält ein — für die einzelnen Organe der verschiedenen Pflanzenformen specifisch sehr verschiedenes, für ein bestimmtes

Organ einer gegebenen Pflanzenart aber wohl begrenztes, nur zwischen sehr engen Gränzen schwankendes Maass ein. Eine Ansammlung von ruhendem Protoplasma, deren Masse jenes Maass überschreitet, zerklüftet sich entweder zu mehreren Theilhälften, oder sie scheidet in ihrem Inneren umgränzte Ballen dichterer Substanz aus. Eine nackte, noch von keiner festen Zellhaut umschlossene Protoplasmamasse, welche fähig und bestimmt ist, späterhin mit einer Zellmembran sich zu bekleiden, heisst eine Primordialzelle[1]; die Hautschicht derselben hat den Namen des Primordialschlauchs empfangen[2]. Das Vorhandensein der Hautschicht lässt sich auch an dem von Zellhäuten umschlossenen Protoplasma überall direkt nachweisen. Mechanischen Eingriffen setzt diese peripherische Schicht nur wenigen Widerstand entgegen. Ihre Cohäsion und ihre Elasticität sind beide gering. Vermöge ihrer halbflüssigen Beschaffenheit besitzt sie die Fähigkeit, nach erlittener nicht allzuschwerer Verletzung die Ränder des Risses durch Zusammenfliessen der Substanz wieder zu vereinigen und so die Wunde zu heilen.

Es giebt zwei Wege, auf denen in Zellhäute eingeschlossenes Protoplasma von der Contactwirkung der Zellwände frei gemacht, und der Beobachtung der ihm selbst innewohnenden formgebenden Kräfte zugänglich wird. Erstens die Aenderung des Verhältnisses des Volumens der Zellhöhle zu dem des protoplasmatischen Inhaltes; eine Aenderung, die entweder durch relativ stärkere Zunahme der Ausdehnung der Zellhaut in Richtung der Flächen hervorgebracht werden kann, oder durch die Zusammenziehung, bedingt durch Flüssigkeitsausscheidung, des protoplasmatischen Inhalts der Zelle innerhalb des Zellraumes. Zweitens die Befreiung dieses protoplasmatischen Inhalts, sei es in zusammenhängender Masse oder in einzelnen Portionen, aus der Zelle. Beide Vorgänge kommen im natürlichen Laufe der Entwickelung der Pflanzen vielfach vor; beide können künstlich hervorgerufen werden. Künstlich die Zusammenziehung des Inhaltes durch Behandlung der Zelle mit wasserentziehenden Lösungen: wobei der sein Volumen verkleinernde protoplasmatische Inhalt schliesslich regelmässig die Form eines Sphäroïds annimmt (S. 13).

Besonders schlagend zeigt sich dabei das Hinstreben des Protoplasma nach der Kugelform, wenn der in nur geringer Menge vorhandene, als dünner Wandbeleg auftretende Inhalt ungewöhnlich langer Zellen zur Contraction gebracht wird. Der Inhalt zieht sich dann zunächst zu einer länglichen, an verschiedenen Stellen bauchig angeschwollenen Masse zusammen. Die Verbindungsstücke der Stellen grössten Querdurchmessers werden allmälig dünner, werden zu feinen Fäden die aus der Substanz der Hautschicht bestehen, und reissen endlich. Die abgerissenen Stücke ziehen sich zu den grösseren Protoplasmaballen zurück, denen sie ansitzen, und verfliessen mit der Masse derselben. Es entstehen so in der nämlichen Zelle mehrere sphäroïdische Protoplasmamassen[3]. Der Vorgang ist in den Wurzelhaaren von Hydrocharis morsus ranae (fig. 12) besonders leicht zu beobachten; er lässt sich unschwer constatiren in langen inhaltsarmen Zellen von Spirogyra, Cladophora, in denen unterirdischer Vorkeimfadenenden von Moosen, in Zellen des gestreckten Parenchyms saftreicher Phanerogamen. — Die Neigung zur Annahme der Kugelform zeigt sich am contrahirten protoplasmatischen Zelleninhalte auch dann noch, wenn die peripherische Schicht desselben, nach längerem Verweilen in Zuckerlösung, durch Anschwellung der Vacuole gesprengt wird, und ein Theil der Vacuolenflüssigkeit austritt. Werden Zellen grösserer Oedogoniumarten mit einer gesättigten Lösung von Zucker oder kohlensaurem Ammoniak behandelt, so contrahirt sich der Inhalt zu einem Ellipsoïd, dessen Pole von dem, der Hautschicht innen anliegenden Chlorophyll frei zu bleiben pflegen. Im weiten, mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Innenraume der contrahirten Inhaltsmasse befindet sich eine grosse Anzahl in Tanzbewegung begriffener Körnchen. Nach einiger Zeit treibt diese Flüssigkeit, endosmotisch an Masse zunehmend, an einem der Pole der ellipsoïdi-

1) Cohn in N. A. A. C. L. N. C. 22, 2, 52. 2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 271.
3) vgl. Pringsheim, Pflanzenzelle, p. 14.

schen Masse die peripherische Protoplasmaschicht blasig auf. Die Hervorragung wächst an Umfang, und schnürt sich endlich von der grösseren Hälfte des Zelleninhalts ab, eine kugelige,

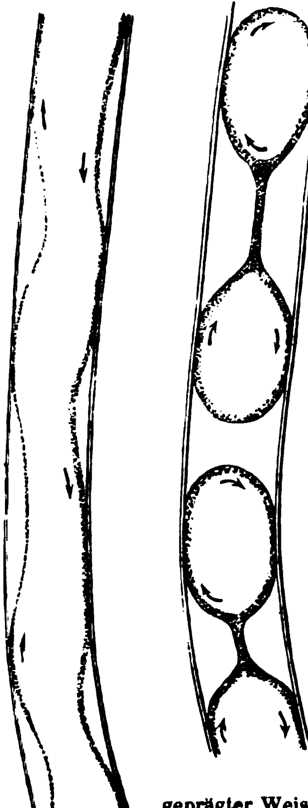
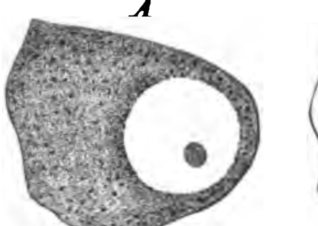


Fig. 12. a. u. b.



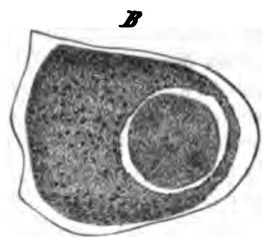


Fig. 13.

allseitig geschlossene Scheinzelle darstellend, in welcher die Bewegung der eingetretenen Körnchen fortdauert. Auch an der Abschnürungsstelle der Hauptmasse schliesst sich die Hautschicht des Protoplasma jede Spur einer Verletzung verwischend[1]). Ganz ähnliche Erscheinungen treten bei Spirogyra nitida nach Behandlung mit Zuckerlösung ein.

Zwei künstliche Mittel stehen zu Gebote, in Zellen eingeschlossenes Protoplasma, ohne dasselbe zur Zusammenziehung zu bringen, dem Einflusse der Berührung der es umhüllenden Zellmembranen zu entziehen. Zunächst die Benutzung der Fähigkeit gewisser Zellhäute, in Wasser entweder nach Richtung der Tangenten stärker aufzuquellen, als das Protoplasma unter gleichen Umständen sein Volumen vermehrt, oder die Eigenschaft anderer Zellmembranen, durch Aufnahme vielen Wassers in eine zusammenhanglose, so gut als flüssige Gallerte sich zu verwandeln. Der erstere Hergang ist in mehreren Fällen nur der Vorläufer des zweiten. Jener findet sich in sehr ausgeprägter Weise an den Pollenmutterzellen mehrerer Coniferen, welche bereits aus dem parenchymatischen Zusammenhange gelöst, aber noch vor der Theilung in vier Tochterzellen, oder doch vor Anlegung der bleibenden Membran der Pollenzelle um den Inhalt jeder dieser Tochterzellen, in die Winterruhe eintreten. Werden Pollenmutterzellen von Pinus Larix oder Abies L. im Januar oder Februar in Wasser gebracht, so schwillt ihre Haut nach allen Richtungen hin auf, am stärksten aber in denen der Tangenten ihrer Flächen. Der Innenraum der Zelle erweitert sich um ein Zwölftel bis um ein Zehntel des Durchmessers. Der protoplasmatische Inhalt aber nimmt nicht sofort in gleichem Maasse an Umfang zu. Er liegt dann in der erweiterten Zellhöhle als scharfbegränzter sphäroïdischer Körper. Aehnlich verhält sich zu Wintersende das noch nicht von der Anlage zur bleibenden Pollenhaut

Fig. 12. Stück eines Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae, mit einer verdünnten Lösung von Kalksalpeter behandelt. *a.* im Beginne der Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts; *b* nach Abrundung desselben zu einigen, zum Theil durch solide Protoplasmastränge verbundenen, zum Theil getrennten Sphäroïden. Die Richtung der Protoplasmaströmung, welche während und nach der Contraction fortdauert, ist durch Pfeile angedeutet.

Fig. 13. Pollenmutterzelle von Pinus Abies *L.*, im März vor der Blüthezeit, *A* frisch aus der Anthere genommen, *B* nach kurzem Liegen in Wasser, Gerinnen der Substanz des Kerns und Aufquellen der Zellmembran in Richtung der Fläche, vermöge dessen sie vom Zellinhalte sich abhob.

1) Hofmeister in Flora 1855, p. 535.

umgebene Inhalt der vier Tochterzellen der Pollenmutterzellen von Thuja orientalis. — Einen zweiten hieher gehörigen Fall bieten die Sporenmutterzellen mehrerer Moose, besonders deutlich die von Phascum cuspidatum. In Wasser gebracht, vermehrt die Haut der kugeligen Zelle durch sehr beträchtliche Ausdehnung in Richtung der Tangenten ihr Volumen rasch um mehr als das Achtfache (der Durchmesser wächst um mehr als das Doppelte). Der Zelleninhalt schwillt dabei wenig oder gar nicht an; er liegt als scharfbegränzte Kugel frei im Innenraume der Zelle, umgeben von wässeriger Flüssigkeit. Bei fortgesetzter Wasseraufnahme der Zellhaut drängt sich die Inhaltskugel seitlich an deren Innenfläche. Endlich wird, und zwar in der Regel an dieser Stelle, dann die Haut gesprengt (in Folge des Ueberwiegens der Quellung ihrer inneren Schichten über die der äusseren); dabei wird die Inhaltskugel zu dem Risse ausgestossen. Gewöhnlich wird dabei ihre bestimmte Gestalt zerstört; bisweilen aber tritt sie als straff gespannte Kugel aus und bleibt als solche in der äusseren Flüssigkeit liegen[1]). — Auch die jungen Elaterenzellen von Fossombronia pusilla sprengen, in Wasser gebracht, ihre Zellhaut durch Aufquellen der inneren Schichten derselben, und stossen den einer festen Membran entbehrenden Zelleninhalt aus[2]), dessen Gestalt dann aus der eines gestreckten Ellipsoïds in die einer Kugel übergeht.

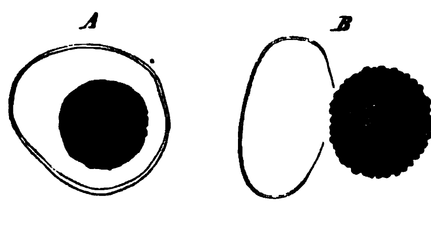


Fig. 14.

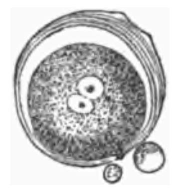
Die Aufquellungsfähigkeit der Substanz der verdickten Wände bis zur Verflüssigung, zur Umwandlung in form- und zusammenhanglose Gallerte ist bei den jungen Sporenmutterzellen und Elateren der Jungermannieen weit verbreitet. Die Raschheit, mit welcher diese Zellwände Wasser an sich reissen, ist so gross, dass häufig unmittelbar nach dem Einlegen eines dünnen Durchschnitts aus der jungen Fruchtkapsel das innere Gewebe desselben (die Masse der Sporenmutterzellen und Elateren) allseitig über den Rand des Präparats hervortritt. Wo dabei der Inhalt von Zellen ohne Verletzung frei wird, erscheint er in scharfbegränzter Kugelform. So bei Pellia epiphylla[3]), bei allen darauf untersuchten Arten der Gattung Jungermannia N. v. E., bei Alicularia scalaris, Radula complanata u. A. — Einige Laubmoose zeigen eine ähnliche leichte Vertheilung der Substanz ihrer Sporenmutterzellwände in Wasser nach der Vereinzelung dieser Zellen; so Pottia cavifolia. Die Verflüssigung der ziemlich dicken Zellmembranen erfolgt hier fast augenblicklich; wo sie etwas langsamer vor sich geht, erkennt man, dass zunächst die Zellhaut im Ganzen sich ausdehnt und vom Inhalt abhebt; darauf durch stärkere Quellung der inneren Schichten platzt; endlich von Innen nach Aussen fortschreitend aufgelöst wird. Häufig folgt dann das Zerfliessen auch des Zelleninhalts zu formlosen Massen, bisweilen aber erhält er sich in bestimmter, sphäroïdischer Gestalt. — Ein weiteres Beispiel des nämlichen Vorganges geben die Zellen des jungen Eiweisskörpers der Abietineen mit zweijähriger Samenreife, der Kiefern, beim Beginn der zweiten Vegetationsperiode. Die nicht zahlreichen, grossen Zellen dieses den Embryosack ausfüllenden Gewebes verdicken gegen das Ende der ersten Vegetationsperiode hin ihre Wandungen sehr beträchtlich. Diese, eine deutlich concentrische Schichtung zeigenden Wandungen besitzen schon während der Winterruhe ein sehr beträchtliches Aufquellungsvermögen. Zu Wintersende steigert sich dasselbe bis zu dem Grade, dass die Wände der Zellen eines dünnen Durchschnitts des Eiweisskörpers beinahe

Fig. 14. Sporenmutterzelle von Phascum cuspidatum; *A* in Wasser liegend. Die in tangentialer Richtung besonders stark aufgequollene Membran hat sich vom protoplasmatischen Inhalte abgehoben. *B* ähnliche Zelle nach längerer Einwirkung von Wasser. Das Aufquellen der inneren Schichten der Membran in radialer Richtung sprengt die Membran und stösst den Inhalt aus.

1) Hofmeister, vergl. Unters. Lpzg. 1851, p. 72.
2) Derselbe a. a. O., p. 151. 3) Ders. a. a. O., p. 19.

augenblicklich verflüssigt werden, sobald der Durchschnitt unter Wasser gebracht wird. Der Inhalt der Zellen wird dadurch in Form sphäroïdischer, scharf begränzter Massen frei[1]).

Das zweite Verfahren, Protoplasma aus Zellen von dem Einflusse der Berührung der Wände derselben zu befreien, besteht in der gewaltsamen Austreibung des protoplasmatischen Inhalts grosser Zellen. Wird eine Zelle einer Vaucheria durch einen Schnitt unter dem Mikroskope geöffnet, so tritt vor dem Auge des Beobachters ein beträchtlicher Theil des Zelleninhalts, auch des chlorophyllhaltigen Wandbelegs aus Protoplasma aus. Dieses Protoplasma ballt sich, sobald es in das Wasser des Objectträgers gelangt, zu grösseren oder kleineren Kugeln, welche Chlorophyll und andere etwa vorhandene feste Bildungen (namentlich Amylumkörner) einschliessen. An den grösseren solchen Kugeln ist eine dichtere peripherische, von körnigen Einlagerungen freie Schicht deutlich zu erkennen. Aehnlich verhält sich Protoplasma durch einen Schnitt oder Stich geöffneter Zellen von Cladophora, Hydrodictyon und Characeen, das aus Wurzelhaaren von Hydrocharis morsus ranae, und auch das von grossen, flüssigkeitreichen Zellen von Phanerogamen, z. B. saftiger Früchte[2]), platzender Pollenmutterzellen (Fig. 15), nur dass in vielen dieser Fälle die Abrundung des ausgetretenen oder ausgedrückten Protoplasma zu Kugeln nicht mit derselben Regelmässigkeit eintritt, wie bei Vaucheria. — Ein Theil des protoplasmatischen Inhalts grösserer Zellen von Fadenalgen, welche in Folge der Einwirkung äusserer Schädlichkeiten im Absterben begriffen sind, ballt sich öfters zu sphärischen Massen[3]). Wenn geballte Protoplasmamassen das Lumen einer verletzten gestreckten Zelle auf längere Strecken vollständig ausfüllen, da vermögen sie an ihrer, der beschädigten Stelle zugewendeten, convexen Fläche mit einer neuen Zellstoffhaut sich zu bekleiden, und so von dem zerstörten Theile der Zelle sich definitiv abzuschliessen. Ein jeder Rasen von Vaucheria giebt Gelegenheit zur Beobachtung dieses Vorganges. Als ein besonders deutliches Beispiel für das Hinstreben gewaltsam aus dem lebendigen Zusammenhange getrennten Protoplasmas zur Kugelform ist eine Beobachtung Thuret's[4]) an den Oosphärien von Fucus hervorzuheben. Diese Oosphärien sind nackte, genau kugelige Primordialzellen. Bei leichter Quetschung unter dem Deckglase wird ihre Kugelgestalt nach verschiedenen Richtungen hin verzerrt. Bisweilen trennen sie sich dabei in Theilstücke, die sodann eine gerundete Form annehmen.


Fig. 15.

Die im Gange der natürlichen Entwickelung eintretende Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts einer Zelle auf einen Raum, der kleiner ist als die Zellenhöhlung, ist eine allgemeine Erscheinung bei der Bildung freier, die Mutterzelle nicht völlig ausfüllender Toch-

Fig. 15. Pollenmutterzelle der Passiflora coerulea, nach Auftreten secundärer Kerne, in Wasser liegend. Die Wand, nach allen Richtungen aufquellend, hob sich vom Inhalt ab, der kugelige Form behält. Die inneren Schichten der Membran, in radialer, centripetaler Richtung besonders stark quellend, üben eine Pressung auf den flüssigen Inhalt. Die Zellhaut wird dadurch an der dünnsten Stelle gesprengt. Aus dem Risse werden Theile des protoplasmatischen Inhalts ausgetrieben. Sie ballen sich ausserhalb der Zelle sofort zu Kugeln, die von einer deutlichen Hautschicht umgränzt sind.

---

1) Derselbe a. a. O. p. 128.

2) Vergleiche Nägeli in Nägeli und Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 1, Zürich 1855, p. 9.

3) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1 (1844) p. 93; 3 u. 4. 1846, p. 27. An letzterem Orte sucht Nägeli zu zeigen, dass solche kugelige Inhaltsmassen die Fähigkeit haben, mit einer festen Zellhaut sich zu bekleiden und fortzuvegetiren. Die zahlreichen Untersuchungen an Algen der letzten zwei Jahrzehnde haben keine analogen Erscheinungen kennen gelehrt. Es möchten die Beobachtungen, aus welchen Nägeli seinen Schluss zog, einer anderen Erklärung bedürfen: bei Bryopsis vielleicht der, dass innerhalb der Zellen parasitische Organismen sich entwickeln, bei Bangia (a. a. O. 1, 93) die einer bedeutenden Verdickung der Zellhaut durch das Licht schwach brechende Membransubstanz.

4) Ann. sc. nat., 4. Sér. VII, p. 36.

terzellen aus dem gesammten bildungsfähigen Inhalte der Mutterzelle, und die nothwendige Vorbedingung solcher Zellenbildung (vergl. § 14). Als Beispiele seiên erwähnt die Bildung der Keimbläschen der Pilze und der Algen, die zu der Copulation bestimmten Inhaltsmassen von Spirogyra, wie die Zygosporen aller Conjugaten; die der Sporenmutterzellen von Phascum und Physcomitrium. Die freie Zellbildung aus nur einem Theile des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle, wie sie bei der Keimbläschenbildung aller, der Endospermbildung der Mehrzahl der Phanerogamen, der Bildung der Zellen des Eiweisskörpers und der Keimbläschen der Coniferen, der Sporenbildung der Flechten und Ascomyceten vorkommt, giebt überall, wo sie der Beobachtung leicht zugänglich ist, Gelegenheit zum Anschauen von Protoplasmamassen, welche — der Contactwirkung sie einschliessender Zellhäute nicht unterworfen, — Kugelform annehmen. Ein Freiwerden einer kleinen Menge von Protoplasma aus dem Wandbelege der Zelle, die dann sofort Kugelform annimmt und von einer Hautschicht bekleidet ist, aber nicht zur Zellbildung vorschreitet, findet sich häufig in saftreichen Zellen, die ihrem Lebensende sich nähern: in Blumenblättern kurz vor dem Welken, in den Zellen saftiger Früchte. Der protoplasmatische Inhalt von Zellen wird frei durch Ausstossung aus der festen Membran der Zelle bei der Entlassung der Schwärmsporen. Die Schwärmsporen werden gebildet, indem der protoplasmatische Inhalt einer Zelle unter Zusammenziehung auf einen kleineren Raum zu einer einzigen sphäroïdischen Masse sich ballt, oder zu mehreren Massen sich zerklüftet, die von einander sich entfernend, sphäroïdische Formen annehmen: Abrundungen des protoplasmatischen Körpers der Schwärmsporen, von denen nur die beweglichen Wimpern, Fortsätze der Hautschicht desselben (§ 28) ausgenommen sind. Die Entlassung der Schwärmsporen aus ihren Mutterzellen erfolgt entweder durch Aufquellen und Erweichung der Membranen derselben zu einer Gallerte von sehr geringer Cohäsion, welche den Bewegungen der Schwärmsporen kein grösseres Hinderniss entgegensetzt, als Wasser. So bei Tetraspora lubrica, bei Draparnaldia plumosa. Oder dadurch, dass eine innere Schicht der Mutterzellhaut ein solches Aufquellungsvermögen erhält, während an einer bestimmten Stelle der fest und zähe bleibenden äusseren Schicht der Haut eine Oeffnung gebildet wird. Aus dieser Oeffnung werden die Sporen durch die Pressung der aufquellenden inneren Schicht ausgestossen (§ 28). Ist die Oeffnung verhältnissmässig eng — ein Verhältniss, welches bei Umbildung des gesammten Inhalts einer Zelle zu einer einzigen Schwärmspore öfters vorkommt, z. B. bei Vaucheria, Stigeoclonium — so wird die Schwärmspore während ihres Austritts in der Durchgangsstelle tief eingeschnürt. Dabei geschieht es nicht selten, dass ihr bereits aus der Oeffnung hervorgetretener Theil, seine eigenthümlichen Bewegungen, insbesondere die Drehungen um die Längsachse beginnend, von dem noch im Inneren der Zelle steckenden Theile sich trennt, indem die enge Einschnürungsstelle stark in die Länge gezogen wird, und endlich durchreisst. Unmittelbar nach der Durchreissung fliesst die Hautschicht jeder der Theilhälften an der Rissstelle zusammen, und jede dieser Hälften rundet sich zu einer ellipsoïdischen Primordialzelle ab. Die ausserhalb der Mutterzelle befindliche, durch die Schwingungen ihrer Wimpern bewegt, eilt in raschem Laufe davon, von einer gewöhnlichen Schwärmspore nur durch ihre geringere Grösse verschieden. Die innere bleibt in der Mutterzelle zurück[1]).

---

1) Beobachtet an Vaucheria sessilis (= clavata): Thuret in Ann. sc. nat., 2. Sér., Bot., 19., 1843, p. 269; A. Braun, Verjüngung, 1849, p. 174 an derselben Pflanze. Die Wiederholung der Beobachtung ist hier sehr leicht; die Erscheinung tritt sehr häufig ein, wenn die Sporenmutterzellen unter dem Deckglase reifen und sich entleeren. Ferner an Stigeoclonium subspinosum, A. Braun a. a. O.; an Stigeoclonium insigne; Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 38. Eine ähnliche Trennung der austretenden Schwärmspore in zwei, sehr ungleiche sphäroïdische Hälften sah A. Braun a. a. O. bei Oedogonium apophysatum dadurch entstehen, dass eine Stelle des Hinterendes der Schwärmspore der Innenwand der Mutterzelle anklebte, ihre Hautschicht von der Anheftungsstelle aus zu einem Strang ausdehnte, der endlich riss. So trennte sich die Schwärmspore in zwei Hälften, die beide sofort sich abrundeten. Die grössere, von einer normalen Schwärmspore nicht zu unterscheiden, eilte davon; die kleinere, ein Sphäroïd aus farblosem Protoplasma, blieb in der Mutterzelle zurück.

Die Ausstossung des sich abrundenden protoplasmatischen Inhalts einer Zelle findet ferner in grosser Verbreitung bei der Copulation der Conjugaten statt, bei der die geschlechtliche Fortpflanzung dieser Algen einleitenden Vereinigung des gesammten bildungsfähigen Inhalts zweier zuvor getrennt gewesener Zellen, deren Zellhöhlen im Beginn der Copulation durch Verwachsung der Häute, und Bildung einer Oeffnung an der Verwachsungsstelle, in unmittelbare Verbindung mit einander treten. Entweder geschieht die Austreibung in der Weise, dass der Inhalt einer Zelle (der abgebenden) nach vorgängiger Zusammenziehung und Abrundung zum Sphäroïd durch die Oeffnung der Verwachsungsstelle der Zellhäute in die andere Zelle (die aufnehmende) hinüber gepresst wird, und hier mit deren gleichfalls contrahirtem Inhalte zu einer einzigen sphäroïdischen Primordialzelle sich vereinigt. So bei Spirogyra, Zygnema, Sirogonium. Oder die Vereinigung der protoplasmatischen Inhaltsmassen der copulirenden Zellen geschieht an der sich sehr erweiternden Verwachsungsstelle der Zellhäute selbst, nach der hin der sich rundende Inhalt jeder der beiden Zellen gepresst wird; so bei den übrigen Zygnemaceen, den Desmidieen[1]) und den Diatomeen[2]). — Bei der Copulation der grösseren Spirogyren beobachtete de Bary nicht selten, dass ein kleiner Theil des protoplasmatischen Inhalts der abgebenden Zelle sich abschnürt, innerhalb der Zellhöhle zurückbleibt, und zu einem Sphäroïd sich gestaltet[3]). Diese Fälle der Trennung des in dem Austritt aus der Zelle begriffenen protoplasmatischen Inhalts in zwei Theilhälften, deren jede zu einer besonderen Primordialzelle oder doch zu einem äusserlich einer solchen ganz ähnlichen Gebilde sich gestaltet, sind offenbar analog der (S. 70 erörterten) Zusammenziehung des Inhalts gestreckter Zellen zu mehreren sphäroïdischen Massen, und gleich dieser Belege ebenso für die halbflüssige Natur der Hautschicht des Protoplasma wie für das Hinstreben desselben nach der Kugelform.

Die Erweiterung der Zellhöhle durch eine Ausdehnung in Richtung der Tangenten, welche die Massenzunahme des protoplasmatischen Inhaltes weit übertrifft, führt zum Freiwerden dieses Inhalts von der Berührung mit der Wand bei sehr vielen zu der Familie der Volvocinen gehörigen Algen. Der protoplasmatische Inhalt gestaltet sich innerhalb der erweiterten Zellhöhle genau sphäroïdal bei Pandorina Morum, Gonium pectorale, bei Chlamidococcus pluvialis bei längerer Zimmercultur. Dagegen haftet die Hautschicht des protoplasmatischen Inhaltes an einzelnen Stellen der Innenfläche der sich ausdehnenden Zellhaut, und zieht sich zu Fäden aus, welche bisweilen auch Chlorophyll, in seltenen Fällen selbst contractile Vacuolen enthalten, und von der frei in der Mitte schwebenden Inhaltsmasse durch den mit wässeriger Flüssigkeit gefüllten Zwischenraum strahlig zu der Zellmembran reichen bei Chlamidococcus pluvialis unter normalen Verhältnissen an dem natürlichen Standorte des Pflänzchens, bei Stephanosphaera pluvialis und bei Volvox globator. Lässt man so beschaffene Schwärmzellen von Chlamidococcus, oder Familien von Stephanosphaera stundenlang unter dem Deckglase in Wasser, so werden die zur Innenfläche der Zellhaut reichenden Fortsätze des protoplasmatischen Inhalts eingezogen, und dieser rundet sich vollständig ab; bisweilen noch vor dem Aufhören der Bewegung der schwingenden Wimpern; häufiger erst nach demselben. Nach dieser Abrundung tritt in den einzelnen primordialen Zellen abnorme Vacuolenbildung ein; endlich zerfliessen sie.

In allen diesen Fällen tritt die Annäherung der Form des selbstständig sich gestaltenden Protoplasma an die der Kugel nicht minder entschieden hervor, als der Unterschied in Dichtigkeit und Gehalt an festen Einlagerungen der peripherischen Schicht des Protoplasma von der inneren Substanz. Auf der Anwesenheit dieser Schicht beruht, bei frei gewordenen Massen solchen Protoplasmas, welches reich ist an grossen körnigen Bildungen, die glatte und scharfe Abgränzung des Sphäroïds nach Aussen: es ist z. B. überaus deutlich bei dem protoplasmatischen Inhalt den Sporenmutterzellen von Phascum, von welchem die quellende Zellhaut sich abgehoben hat, dass die Hervorragungen der Aussenfläche des Klumpens aus grossen Körnern,

1) De Bary, Unters. üb. die Conjugaten, Lpzg. 1858. 2) Focke, physiol. Unters. 2, Bremen 1854, Tf. 5; Smith, Synopsis of british Diatom., 2, Tf. A—E; Lüders in Bot. Zeit. 1862, p. 41. Wegen der Einzelnheiten vergl. §§ 14 u. 28. 3) Unters. üb. die Conjugaten, 6.

zu welchem die festen Einlagerungen der inneren Masse des Protoplasma vereinigt sind, überzogen und ausgeglichen werden von der das Licht stark brechenden, körnerlosen Hautschicht. Ebenso an lebenden Keimbläschen von Fucus serratus. Wie geringe das Maass der Cohäsion, wie gross das der Dehnbarkeit der Hautschicht protoplasmatischen Inhaltes von Zellen und von Primordialzellen ist, wird deutlich bei den Erscheinungen, die aus dem stellenweisen Anhaften der Hautschicht in Contraction begriffenen Zelleninhaltes an der Innenwand (S. 12) und bei der Zusammenziehung des Inhalts sehr langgestreckter Zellen in mehrere sphäroïdische Massen (S. 70) eintreten, ferner in dem Zerreissen von Schwärmsporen bei deren Hindurchdrängung durch die enge Oeffnung ihrer Mutterzellen, in dem Ankleben der Hautschicht von Schwärmsporen und Samenfäden an die Haut ihrer Mutterzellen (S. 33): alles Beispiele von der Leichtigkeit, mit welcher mechanische Eingriffe die Continuität der Hautschicht protoplasmatischen Zelleninhalts oder nackter Protoplasmastränge aufheben. Immerhin aber übertrifft die Cohäsion der Hautschicht nicht unerheblich die der inneren Parthieen des geballten Protoplasma. Dies giebt sich namentlich dann kund, wenn Primordialzellen längere Zeit in reinem Wasser liegen. Unter solchen Umständen zerfliessen sie schliesslich; ihre Substanz vertheilt sich in der umgebenden Flüssigkeit. Aber die Hautschicht wird nicht vom Wasser unmittelbar angegriffen. Die Auflösung der Primordialzelle beginnt erst, wenn durch Anschwellen einer im Innern gebildeten Vacuole die Hautschicht gesprengt, und das Innere der Primordialzelle dem Wasser zugänglich wurde. Dann wird von den Rändern der Rissstelle aus die Hautschicht mit der übrigen Substanz der Primordialzelle vom Wasser angegriffen und aufgelöst. So bei Schwärmsporen von Algen[1]), an freischwimmenden, aus dem Embryosack junger Samen von Liliaceen und Ranunculaceen (z. B. von Asphodelus, Anthericum, Paeonia) herausgedrückten Zellen. — In der Beschaffenheit der Aussenfläche der Hautschicht von Primordialzellen muss auch der Grund gesucht werden, weshalb in Massen neben einander liegende, dicht an einander gepresste Primordialzellen nicht zusammenfliessen: so die zahlreichen, oft einander berührenden Schwärmsporen innerhalb ihrer Mutterzelle bei Cladophora, Saprolegnia u. v. A.; die jeder dem Wasser Widerstand leistenden Membran baren Zellen der jungen Embryonen von Lupinus und von Mirabilis[2]), welche letzteren bei Zusatz von reinem Wasser zum Präparat sofort zu einem gestaltlosen Brei zerfliessen; — die fädlichen, borstendicken Protoplasmastränge, deren Verflechtung die Anlage zum Fruchtkörper von Aethalium zusammensetzt, und die nach Erhärtung der rahmartigen Masse in Alkohol auf feinen Durchschnitten einzeln erkannt werden können[3]).

Der protoplasmatische Inhalt mancher Zellen, und gewisse Primordialzellen vermögen durch das Zusammenfliessen der Hautschicht an den Rändern der Wunde, unter Umständen auch durch Erzeugung einer neuen Hautschicht auf der Wundfläche, die mit der schon vorher vorhandenen Hautschicht an deren Gränze verschmilzt, eine erlittene Verletzung zu heilen und trotz derselben lebenskräftig zu bleiben. So bei der (S. 74) besprochenen Abschnürung der Schwärmsporen von Vaucheria bei der Geburt. Die Beobachtung zeigt, dass beide Hälften fähig sind, mit fester Zellhaut sich zu bekleiden und zu Vaucheriafäden auszuwachsen[4]). — Bei Verletzungen der Haut und des Inhalts grosser einzelliger Fadenalgen, wie Vaucheria, Bryopsis, schliesst sich beiderseits an den Gränzen der beschädigten Stelle der lebenskräftige protoplasmatische Wandbeleg (durch Abschnürung von dem verletzten) zu einer gegen den verletzten Theil convex vorspringenden Schicht, die binnen kurzer Zeit mit einer festen Zellmembran sich bekleidet[5]). — Ein weiteres Beispiel für die Fähigkeit der Hautschicht des Protoplasma, empfangene Wunden ohne dauernden Nachtheil für seine Functionen zu schlies-

---

1) A. Braun, Verjüngung, p. 167. H. v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 694.

2) Hofmeister in Pringsheims Jahrb. 1, p. 103.

3) De Bary in Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 123.

4) von Thuret an V. sessilis beobachtet [Ann. sc. nat. II. S., 19 (1843), p. 269]. Ich habe die Beobachtung an Rasen der V. terrestris wiederholt, die den Tag zuvor in Wasser gelegt worden waren.

5) Nägeli, Zeitschr. f. Bot. 1, p. 91, Nägeli führt ähnliche Erscheinungen auch von Clado-

sen, giebt die Anwesenheit fremdartiger fester Körper in nackten Primordialzellen, und die lebender Organismen in von starrer Zellhaut bekleideten lebenden Zellen. Den ersten Fall zeigen die aus den Sporen der Myxomyceten ausgeschlüpften schwärmenden Primordialzellen im zweiten, dem Amoeben-Stadium ihres Lebens[1]), währenddessen an die Stelle der frei in der Flüssigkeit rotirenden Bewegung der schwärmenden Primordialzellen ein ausschliesslich nach Art der Amoeben stattfindendes Austreiben von Fortsätzen, Kriechen und stete Formveränderung getreten ist[2]). In diesem Amoebenzustande enthalten die Primordialzellen von Trichia, Arcyria, Aethalium fremdartige feste Körper: grüne Algenzellen, Pilzsporen, und besonders die in ihrer Farbe und Structur sehr leicht erkennbaren Myxomycetensporen selbst[3]). Die Art der Aufnahme wurde nicht beobachtet. Aber die Anwesenheit jener Körper im Innern der lebendigen Primordialzelle bedingt unter allen Umständen den ohne Nachtheil für die Verrichtungen des kleinen Organismus vorübergegangenen Durchbruch durch die Hautschicht derselben. — Der zweite Fall findet nicht nur bei dem Eindringen parasitischer Pilze oder Monaden in zunächst noch lebensfähig bleibende Zellen statt; wie z. B. bei Chytridium und Rhizidium[4]), beim Beginn der Entwickelung von Ustilago-Colonieen, z. B. der U. Maydis in den zuerst ergriffenen Zellen des Parenchyms der Maispflanze. Auch hoch organisirte Thiere leben bisweilen in lebendigen Pflanzenzellen. Prof. Cohn zeigte mir in Breslau 1853 eine lebendige, kräftig vegetirende Vaucheria, die ziemlich weit unterhalb der fortwachsenden Enden ihrer Fäden kurze, keulig angeschwollene Seitenäste entwickelt hatte. In jedem derselben lag ein lebendiges Räderthier, welches den Wimperbesatz seiner Schlundöffnung fröhlich spielen liess. Offenbar waren diese als Eier in die Zelle gelangt, welche das Mutterthier nach Durchbohrung der Zellhaut in das Innere der Zelle gelegt hatte, ohne dass diese Verletzung das Leben der Vaucheria aufhob[5]).

§ 13.

Einleitung der Bildung neuer Primordialzellen; der Zellenkern.

Nirgends im Pflanzenreiche bleibt Protoplasma dauernd nackt, unbekleidet von einer festen Hülle. Wo immer Protoplasma in solchem Zustande vorkommt, da wird es früher oder später von einer elastischen permeablen Membran allseitig umschlossen. Das so entstandene zusammengesetzte Gebilde, die geschlossene Haut sammt Inhalt, führt den Namen einer Zelle. Auch die zunächst hüllenlosen Protoplasmaballen, welche aus oder in dem protoplasmatischen Inhalte fertiger Zellen entstehen, wenn die Masse dieses Inhalts ein bestimmtes Maass überschreitet (S. 70) — auch diese in Zellräume eingeschlossenen Primordialzellen halten weiterhin eine Umgränzung durch feste Zellmembranen an allen ihren Flächen: solche Primordialzellen, welche die Mutterzelle ausfüllen, eine neue derartige Umgränzung mindestens an denjenigen Flächen, mit denen die Primordialzellen einander, und nicht die Mutterzellhaut berühren. Das Auftreten der elastischen festen Zellhaut an der neu entstandenen Primordialzelle folgt in vielen Fällen der Bildung dieser erst nach geraumer Zeit.

---

phora glomerata an. Bei dieser Pflanze gelang es mir nicht, die besprochene Erscheinung künstlich hervorzurufen. Bei Vaucheria dagegen ist die Wiederholung des Versuchs fast stets von Erfolg.

1) De Bary in Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 10 (1860) p. 158.

2) a. a. O. p. 157. 3) a. a. O. p. 164.

4) A. Braun in Abh. Berl. Akad., phys. Cl. 1855, p. 21; Kloss im Frankfurter Museum, 1856, p. 218; Cienkowski in Bot. Zeit., 1857, p. 233.

5) Dieses Vorkommen ist schon früher wiederholt beobachtet: von Vaucher und von Unger nach Meyen, in Wiegmann Archiv, 6, 2, p. 79; ferner von Wimmer (Berichte schles. Gesellsch. 1834, p. 72), Morren (Bullet. acad. Bruxelles, 6, Nr. 4).

Die neu gebildeten Primordialzellen sind während dieser Frist freie sphäroïdische, oder durch gegenseitigen Druck abgeplattete polyedrische Massen, deren Substanz, insbesondere deren äusserste Schicht sich dem aus lebenden Zellen gewaltsam ausgetriebenen, zu kugeligen Massen zusammengetretenen Protoplasma in allen Stücken ähnlich verhält. In vielen Fällen dagegen folgt der beginnenden, von aussen nach innen fortschreitenden Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle zu zwei oder mehreren neuen Primordialzellen die Bildung fester Zellhaut innerhalb der Trennungsfläche der Primordialzellen auf dem Fusse und Schritt vor Schritt. In dem Maasse, als die Hautschicht des protoplasmatischen Inhalts sich mit einer allmälig tiefer eindringenden Ringfurche umgiebt, wird in dieser Furche, sie vollständig ausfüllend, die Anlage einer neuen festen Membran gebildet: zunächst von Form einer schmalen Ringleiste, aber allmälig an Breite zunehmend, eine durchbohrte Scheibe darstellend, die endlich bei noch weiter in centripetaler Richtung vorschreitender Verbreiterung zu einer vollständigen Scheidewand sich schliesst (§ 14).

Der Ring von Zellhautstoff, welcher bei dem Eintritt der Bildung einer festen Zellhaut während der allmälig von der Aussenfläche nach dem Centrum fortschreitenden Trennung des protoplasmatischen Inhalts einer Zelle in mehrere Primordialzellen sich bildet und durch Verbreiterung nach und nach zur Scheidewand sich schliesst, ist der Innenfläche der alten Zellhaut in so scharfem Winkel angesetzt, und schneidet so genau in den protoplasmatischen Zelleninhalt ein, dass die Vorstellung nahe liegt, die Trennung dieses Inhaltes geschehe in Folge des allmäligen Hineinwachsens der Scheidewand; das Auftreten dieser Scheidewand sei die primäre Erscheinung, die nächste Ursache des Zerfallens des Zelleninhaltes in mehrere Primordialzellen. Diese Auffassung hat mehrere Vertreter gefunden, zuletzt an Pringsheim, der das Auftreten der ringförmigen Anlage der Scheidewand mit der hier und da vorkommenden Faltenbildung der inneren Lamelle der Zellhaut unter einen Gesichtspunkt zu bringen suchte[1]. Diese Anschauung bedingt nothwendig die Annahme eines wesentlich verschiedenen Hergangs bei der Zellvermehrung mit allmäliger Ausbildung der Scheidewand und bei derjenigen, während deren die Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle in zunächst hüllenlose Primordialzellen, vor dem Auftreten fester, diese trennenden Scheidewände nachgewiesen werden kann. Es bestehen nun aber Fälle, welche schrittweise Uebergänge zwischen diesen beiden Formen der Zellbildung unzweifelhaft darstellen (vergl. § 14). Diejenige Auffassung, welche beiden Erscheinungen die nämliche nächste Ursache, eine selbstständige Thätigkeit des protoplasmatischen Inhalts, zu Grunde legt, ist deshalb die wahrscheinlichere, berechtigtere. Sie ist es um so mehr, als in weitester Verbreitung der Bildung neuer Zellen innerhalb einer Mutterzelle noch andere sichtbare Aenderungen der Anordnung des Inhalts vorausgehen, ohne deren Eintritt die Neubildung von Zellen bei den betreffenden Pflanzen niemals vor sich geht und auf deren Erscheinen in der grossen Mehrzahl der Fälle die Neubildung von Zellen unfehlbar folgt.

In allen jugendlichen, der Bildung neuer Zellen fähigen Zellen von Gefässpflanzen, Muscineen und sehr vieler Algen findet sich ausnahmslos im Protoplasma ein Gebilde von der Form eines Rotationskörpers, dessen Gestalt je nach specifischen Unterschieden kugelig bis abgeplattet linsenförmig ist. Der Aggregationszustand dieses Körpers schwankt zwischen dem festen und dem flüssigen, gleich dem des Protoplasmas. In vielen Fällen ist er von grösserer Consistenz, in stärkerem Lichtbrechungsvermögen, als dieses, in anderen von geringerem. Die mikrochemischen Reactionen seiner Substanz gleichen im Allgemeinen denen des

---

1) Pringsheim, Unters. über Bau und Bildung der Pflanzenzelle.

Protoplasma, nur lassen sie durchweges auf einen grösseren Gehalt an eiweissartigen Stoffen schliessen. Die peripherische Schicht des Körpers ist sichtlich dichter, stärker lichtbrechend, als seine innere Masse. Wo er der genaueren Beobachtung zugänglich ist, erscheint seine äusserste Schicht auf dem optischen Durchschnitte als ein doppelt contourirter Saum, dessen innerer Contour aber gegen die innere Substanz nicht scharf abgegränzt ist, sondern allmälig in dieselbe übergeht. Es lässt sich diese peripherische Schicht durch kein bekanntes Mittel als gesonderte Membran darstellen. Sie steht in dem nämlichen Verhältniss zu der inneren Masse, wie die hyaline Hautschicht eines Ballens von Protoplasma zu deren innerer, körnerreicher Substanz. Dieser Körper führt den Namen des Kerns (Nucleus, Cytoblast) der Zelle[1]. Oft enthält der Kern bestimmt geformte, festere Inhaltskörper, deren mikrochemische Reactionen meist seinen eigenen entsprechen, in einigen Fällen aber denen des Amylum gleichen, die Kernkörperchen (Nucleoli). Ihre Anwesenheit und Zahl ist vielfach schwankend.

Die Substanz des Kerns unterscheidet sich von der des umgebenden Protoplasma ferner durch einen abweichenden Grad der Trübung durch ihr eingelagerte, festere Körperchen. In den meisten Fällen ist ihre Zahl und Grösse weit geringer, der Kern ist im Vergleich mit dem Protoplasma von glasartiger Durchsichtigkeit. Nur selten ist seine Substanz körnerreicher, als die des Protoplasma (so in den Staubfadenhaaren von Tradescantia). Seine Substanz ist in der Regel farblos; in seltenen Fällen ist er durch Chlorophyll grün gefärbt [so sehr oft aber nicht immer in dem jungen Kern der Sporen von Anthoceros laevis[2]; constant in denen von Blasia pusilla]. Seine ganze Masse ist meistens dichter als die des umgebenden Protoplasma, oft aber auch schwächer lichtbrechend und minder dicht, so z. B. in den Pollenmutterzellen der Tradescantien, Passifloren und Abietineen, in den Sporenmutterzellen von Equisetum, Psilotum und Phascum, in den Zellen des Vorkeims von Gagea lutea, der Blumenblatthaare von Hibescus Trionum. Die Substanz solcher Kerne gerinnt sehr leicht. Schon nach wenigen Augenblicken des Verweilens im Wasser sinkt sie zu einem unregelmässig rundlichen Ballen kleineren Volumens zusammen, welcher stärker lichtbrechend und von weit festerer Consistenz ist[3]. Stets ist der Zellenkern dem Protoplasma eingelagert. Wo dieses nicht den ganzen Zellraum erfüllt, ist er dem Wandbeleg eingebettet, oder er befindet sich inmitten einer Anhäufung von Protoplasma, welche durch Strömungsfäden mit dem Wandbelege in Verbindung steht. Die der Beobachtung zugänglichen frühesten Entwickelungszustände neu sich bildender Zellenkerne erscheinen als sphäroïdische Tropfen oder Massen durchsichtiger homogener Substanz; welche da, wo wenige neue Kerne in einer Zelle sich bilden, beim ersten Auftreten von dem definitiven Volumen sind, wo viele gleichzeitig in einer Zelle entstehen, einen geringeren Umfang haben, als denjenigen, welchen sie weiterhin durch Wachsthum erreichen. Der erste Fall tritt ein, z. B. bei der Bildung der für die Tochterzellen bestimmten, sekundären

1) R. Brown in Linn. Transact. 16, 1833, p. 712 (Entdeckung); Schleiden in Müllers Archiv 1838, p. 137 (Nachweis, dass sein Auftreten der Zellbildung vorausgeht). Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 38 (Darlegung der bläschenähnlichen Beschaffenheit).

2) Nägeli, Zeitschr. f. wissensch. Bot. 1, 1851.

3) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 426, 671; vergl. Unters. p. 98.

Kerne von Pollen- und Sporenmutterzelle[1]), der Gliederzellen der Haare von Tradescantia und Hibiscus Trionum[2]), der Spreublättchen der Farrnkräuter[3]); der zweite, bei der Bildung der Kerne für die Keimbläschen, deren Gegenfüsslerzellen und die frei entstehenden Endospermzellen der Phanerogamen[4]). Das Auftreten der Kerne erfolgt allerwärts innerhalb des Protoplasma; wo dieses einen Beleg der Innenfläche der Zellhaut bildet, innerhalb dieses Wandbelegs[5]). Die Zellkerne sind bei ihrem ersten Sichtbarwerden entweder ohne alle feste Bildung im Innern, so die sekundären Zellkerne in den Pollenmutterzellen von Tradescantia, von Pinus silvestris und P. Laricio, in den Sporenmutterzellen von Equisetum und Psilotum, in den Kernen für die Endospermzellen von Iris, Pothos longifolia[6]). Oder sie zeigen gleich bei der Individualisirung eine Mehrzahl von Kernkörperchen; so in den Staubfadenhaaren von Tradescantia, in den Blumenblatthaaren von Hibiscus Trionum, in den Kernen für die Endospermzellen von Fritillaria imperialis[7]). Oder sie enthalten beim ersten Sichtbarwerden ein bis zwei Kernkörperchen, so in der grossen Mehrzahl der Fälle. Zellenkerne, welche in der frühen Jugend dieser Körperchen entbehren, erhalten deren häufig späterhin; so die sekundären Kerne der Pollenmutterzellen von Pinus (wo bei Pinus balsamea diese festeren Körperchen als Amylum reagiren[8]); ein Fall, der auch bisweilen in den für die Sporen bestimmten Zellenkernen von Anthoceros laevis vorkommt[9]). Niemals aber werden Kernkörperchen früher an der Stelle sichtbar, wo ein Zellenkern entstehen soll, als dieser Zellenkern selbst[10]). Nirgends ist beobachtet, dass in beweglichem, strömendem Protoplasma Zellenkerne sich bilden. Wo in beweglich gewesenem Protoplasma ihre Entstehung erfolgt, da ist dasselbe zuvor in einen Zustand der Ruhe übergegangen: so im protoplasmatischen Wandbeleg des befruchteten Embryosacks von Anemone nemorosa, Ranunculus acris bei Bildung der Kerne für die Endospermzellen, bei der Sporenbildung der Myxomyceten[11]).

Nach den mitgetheilten Thatsachen lässt die Bildung des Zellenkerns sich auffassen als die Trennung der eiweissreichsten Theile des Protoplasma von dessen übriger Substanz und als das Zusammentreten dieser Theile im Innern des Protoplasma zu einem sphäroïdischen Ballen oder Tropfen; als die Ausscheidung eines Theiles des Protoplasma der Zelle in bestimmter Form, welche Ausscheidung nur auf einem bestimmten, von dem der spontanen Beweglichkeit weit verschiedenen Entwickelungszustande des Protoplasma erfolgt und gemeiniglich

---

1) Hofmeister a. a. O. 2) Hofmeister, Entstehung des Embryo, 7.
3) Dessen vergl. Unters., Taf. 16, fig. 24. 4) Dessen Entstehung des Embryo, 4, p. 11.
5) Ders. in Abh. k. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 7, p. 701; und in Pringsheims Jahrbüchern, 2, p. 388.
6) Hofmeister, Entstehung des Embryo, Taf. 10, fig. 15. Ders. in Abhdl. k. sächs. Gesellsch. der Wiss., math. phys. Cl., 5, Taf. 9, fig. 10.
7) Hofmeister, Entstehung des Embryo, Taf. 8, fig. 11.
8) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 671. 9) Mohl in Linnaea, 13, 1839, p. 280.
10) Die im Text gegebenen Thatsachen widerlegen erschöpfend die von Schleiden aufgestellte (Müllers Archiv 1838, p. 137; Grundzüge, 1. Aufl. 1, p. 192), von Nägeli vertheidigte (Ztschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, p. 34) Anschauung, dass die Zellenkerne in der Art gebildet wurden, dass ihre Substanz um ein präformirtes Kernkörperchen sich ansammele — eine Ansicht, die heute noch in der Zootomie die Oberhand zu haben scheint.
11) De Bary in Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 137.

der Bildung von Primordialzellen aus oder in dem Protoplasma kurze Zeit vorausgeht. Die Ausscheidung der Kernkörperchen im Inneren der Zellenkerne ist offenbar ein secundärer, durch die Gestaltung dieser erst bedingter Vorgang.

In den Pflanzen, deren Zellen Kerne enthalten, findet nie die Bildung einer neuen Zelle statt, ohne dass zuvor ein neuer, für sie bestimmter Kern gebildet worden wäre. Jede Zelle enthält somit einen primären Kern. Wenn eine Neubildung von Zellen in ihr anhebt, so erfolgt die Bildung so vieler secundärer Zellkerne, als neue Zellen gebildet werden sollen. Die Bildung neuer Zellenkerne geschieht in allen Fällen vegetativer Zellvermehrung, und auch in einigen reproductiver Zellvermehrung erst nach Auflösung des primären Kerns der Mutterzelle. Die Bildung neuer Zellkerne ausserhalb des eine Zeitlang noch sich erhaltenden primären Kerns der Mutterzelle ist auf einige Fälle reproductiver Zellenvermehrung beschränkt, die Bildung der Sporen einiger Muscineen und Gefässkryptogamen, die Bildung der Keimbläschen und der Gegenfüsslerzellen derselben der Phanerogamen, der Keimbläschen der Muscineen und Gefässkryptogamen.

Die vollständige Aufhebung der scharfen Umgränzung des Zellenkerns, seine Auflösung zu einer, den Mittelraum der Zelle erfüllenden Flüssigkeit lässt sich mit grösster Sicherheit in der Entwickelungsgeschichte des Pollens einiger Phanerogamen und der Sporen einiger Gefässkryptogamen nachweisen, bei denen die Substanz der Zellenkerne sehr leicht gerinnt. So bei Tradescantia, Pinus, Equisetum, Psilotum. Beim Herannahen des Zeitpunktes der Bildung der secundären Zellenkerne werden die Umrisse der primären Kerne der Mutterzelle mehr und mehr verwaschen. Es tritt ein Zeitpunkt ein, wo in der übrigens unveränderten Zelle die Gränze zwischen dem Zellenkerne und dem ihn umgebenden Protoplasma gar nicht mehr wahrnehmbar ist, und der Unterschied Beider erst dann zur Anschauung gelangt, wenn bei der Gerinnung der Substanz des Zellenkerns dieser sich zu einem kleineren Klumpen aus das Licht stärker brechender Substanz zusammenzieht. Endlich rückt ein Entwickelungszustand der Mutterzellen heran, auf welchem bei der Gerinnung der Substanz, welche bis dahin den Kern bildete, diese nicht zu einem einzigen Klumpen aus stärker Licht brechenden Stoffe zusammensinkt, sondern zu mehreren, zahlreichen, weit kleineren solchen Massen, die bei Tradescantia und Pinus ohne wahrnehmbare Ordnung durch den Raum der Zelle verstreut sind, bei Equisetum vorzugsweise im Aequator der Zelle sich häufen, bei Psilotum hier zu einer horizontalen Platte sich anordnen. Auf diese Entwickelungsstufe folgt unmittelbar die Bildung zweier neuer, secundärer Zellenkerne von Form abgeplatteter Ellipsoïde, deren Umgränzung beim ersten Auftreten eben so schwer wahrzunehmen ist, als die des primären Kerns kurz vor seiner Auflösung. Darauf vollzieht sich die Bildung je zweier kugeliger tertiärer Zellkerne aus der Substanz jedes der secundären unter ganz ähnlichen Erscheinungen, bei Tradescantia in der Regel nach Bildung einer im Aequator der Zelle liegenden Scheidewand, bei Pinus, Equisetum und Psilotum, ohne dass das Auftreten einer solchen Scheidewand vorausginge[1]). Die gleiche Reihenfolge von Vorgängen findet man bei Verfolgung der Bildung der secundären Zellenkerne in Haargebilden, welche in Zellvermehrung begriffen sind (so z. B. bei Tradescantia virginica, an den Staubfäden, bei Hibiscus Trionum an den Blumenblättern, bei Cucubalus baccifer an jungen Stängelgliedern), ferner in jungen Vorkeimen und Embryonen von Phanerogamen z. B. Leucojum vernum, Crocus vernus, in zur Theilung sich vorbereitenden Embryosäcken von Bartonia aurea, Monotropa hypopitis, Pyrola rotundifolia; und bei der Bildung je zweier tertiärer Zellkerne aus der Substanz der beiden secundären, in den Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis, Physcomitrium pyriforme, Funaria hygrometrica. In allen diesen, wie in noch vielen anderen Fällen geht dem Auftreten der zwei neuen Zellkerne das Verschwinden der deut-

1) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 428, 671; vergl. Unters. p. 98.

lichen Umrisse, die Verflüssigung des primären Zellkerns voraus[1]). Nirgends kann mit Sicherheit ermittelt werden, dass ein Zellenkern durch Abschnürung oder Zerklüftung sich theile. Entgegenstehende Angaben in Bezug auf das Verhalten der Kerne, namentlich in Mutterzellen

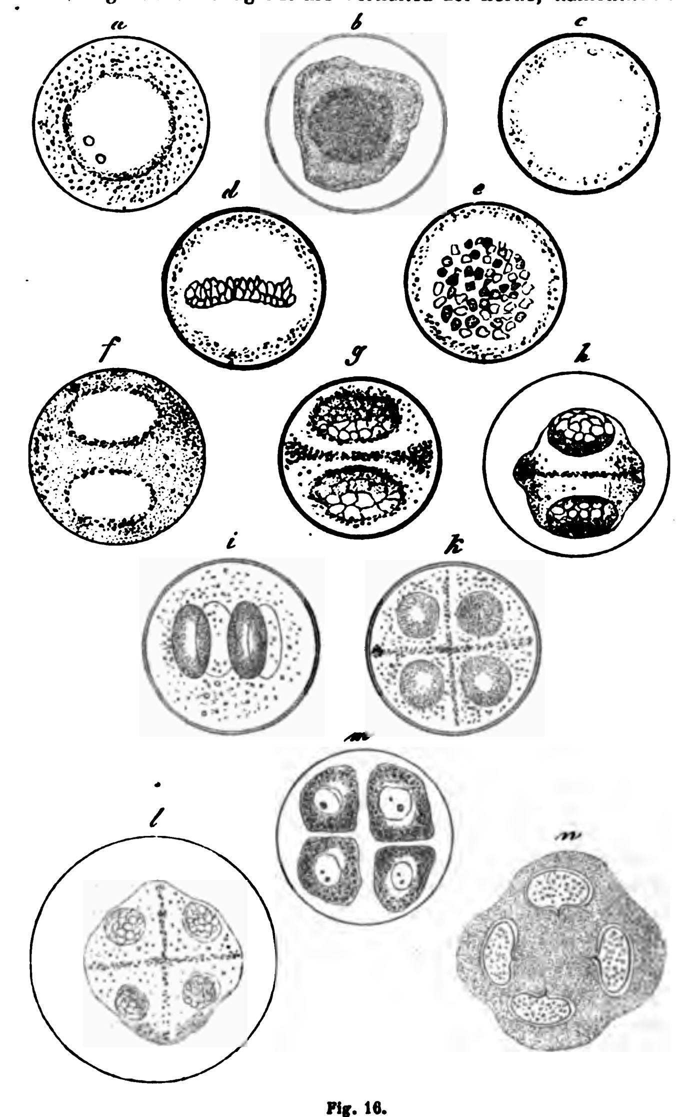


Fig. 16.

Fig. 16. Sporenmutterzellen der Lycopodiacee Psilotum triquetrum auf verschiedenen Zuständen der Theilung. *a.* Kurz vor Beginn der Auflösung des primären Kerns, in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium untersucht. Der Kern schwebt als grosser kugeliger Ballen aus durchscheinender Flüssigkeit im Mittelpunkte der Zelle. — *b.* Dieselbe Zelle, mit Chlorzinkiod

1) Hofmeister, Entstehung des Embryo Tafel 13, fig. 24 bis 26, Tafel 14, fig. 20 und 21. Taf. 9, fig. 8 und 9, Taf. 3, fig. 2 bis 4; Abhandl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math. phys. Cl., 5, Taf. 22, fig. 2, 3 und 11, Taf. 13, fig. 16 und 21; ebendaselbst, 4, Taf. 6, fig. 7 bis 11; vergl. Unters., Taf. 3, fig. 30 bis 32, Taf. 17, fig. 1 und 2.

von Pollen und Sporen beruhen nachweislich auf dem nahen Aneinanderliegen zweier aus der Substanz des aufgelösten primären völlig neu gebildeter. secundärer Kerne, so z. B. für Anthoceros[1]), für Allium[2]); Fälle, die namentlich nach dem Gerinnen der Substanz der Kerne oft sehr täuschende Bilder geben. Die Feststellung dieser Thatsache ist von Wichtigkeit insofern, als aus ihr hervorgeht, dass den Zellenkernen die Fähigkeit individueller Fortpflanzung überhaupt nicht zukommt.

In der Scheitelgegend des Embryosackes der Phanerogamen treten die für die Keimbläschen bestimmten Zellenkerne in Mehrzahl, Zwei bis Drei, selten mehr; und im entgegengesetzten Ende des Embryosacks die Kerne für die Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen auf, meistens ohne dass an dem primären Kerne des Embryosackes zunächst irgend eine Veränderung wahrzunehmen wäre. Vielmehr erhält sich dieser, oft an Grösse noch zunehmend, bis zum Augenblicke der Befruchtung[3]). Nur in wenigen Fällen verschwindet er schon früher, so bei Orchis, Funkia, Fritillaria[4]), ebenso in den Corpusculis die Coniferen[5]). In den Centralzellen der Archegonien von Muscineen und Gefässcryptogamen wird der primäre Kern sehr bald nach dem Auftreten des Kerns des einzigen (oder bei Salvinia der zwei) Keimbläschen verflüssigt[6]). In den Sporenmutterzellen von Anthoceros, Physcomitrium und Funaria erhält sich der primäre Kern bis nach Ausbildung der tertiären, allmälig blasser und durchsichtiger werdend, und verschwindet erst kurz vor der Bildung der Wände der Specialmutterzellen[7]). Die Bildung der secundären Kerne geht bei allen Gefässpflanzen und Muscineen, sowie bei sehr vielen Algen der Sonderung des Zelleninhaltes in neue Primordialzellen längere Zeit voraus. Aus der Vergleichung verschiedener Entwickelungszustände lässt diese Frist sich bestimmen bei den Pollenmutterzellen von Tradescantia auf zwei bis drei Tage, bei denen von Pinus Laricio auf einen bis zwei Tage, bei den Sporenmutterzellen von Psilotum triquetrum auf vier bis fünf Tage. Eine erhebliche Abweichung hiervon zeigen nur einige Algen aus der Familie der Conjugaten. Bei Spirogyra bemerkt man erst dann zwei secundäre Kerne, dicht aneinander liegend, an der Stelle des primären, wenn die Bildung der ringförmigen Anlage der die zwei neuen Primordialzellen trennenden Scheidewand bereits begonnen hat. Bei Craterospermum, Mougeotia und anderen Me-

behandelt. Protoplasmatischer Inhalt und Kern sind geronnen und geschrumpft. — *c.* Nach Auflösung des primären Kerns, in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium untersucht. — *d.* Dieselbe Zelle nach kurzem Liegen in Wasser. Die eiweissartige Flüssigkeit im Mittelraum ist zu unregelmässigen Klumpen geronnen, die in der Aequatorialebene der Zelle zu einer plattenförmigen Anhäufung sich gruppirten. — *e.* Dieselbe Zelle, senkrecht auf die Aequatorialebene gesehen. — *f.* Nach Neubildung der secundären Kerne. — *g.* Etwas später, nach Bildung einer Körnchenplatte zwischen den Kernen. Die Substanz dieser Kerne ist im Beginn des Gerinnens. — *h.* Eben solche Zelle, mit Iodwasser behandelt. Die quellende Membran hat sich vom schrumpfenden Inhalte abgehoben. Die Körnerplatte in der Aequatorialebene setzt der Schrumpfung Widerstand entzogen. — *i.* Nach Neubildung der vier tertiären Kerne; Ansicht senkrecht auf die Zellenachse. — *k.* Etwas späterer Zustand, nach Bildung von Körnerplatten zwischen den tertiären Kernen; Ansicht auf einen der Pole der Zelle. — *l.* Eben solche Zelle, nach Liegen in Iodwasser und Aufquellen der Membran. — *m.* Nach erfolgter Theilung in 4 Tochterzellen; die Wände derselben quellen schon in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangium auf. — *n.* Nach Bildung der Sporen; jene Quellung ist noch stärker (die gequollene Substanz ist glasartig durchsichtig, die Schattirung in Punktmanier soll nur ausdrücken, dass die Räume zwischen den Sporen nicht von Flüssigkeit, sondern von Membransubstanz erfüllt sind).

1) Schacht in Bot. Zeitg., 1850, Taf. 6, fig. 18.
2) Wimmel, ebendas., Taf. 5, fig. 34, 40, 44.
3) Hofmeister, Entst. des Embryo, 58; Abhandl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math. phys. Cl., 5, p. 690.
4) Dessen Entst. d. Embryo, Taf. 2. fig. 3, Taf. 8, fig. 8 und 9, Taf. 13, fig. 3 bis 5.
5) Dessen vergl. Unters. 130.
6) Desselben Ber. d. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1854, p. 96; Abhandl. ders. Gesellsch., math. phys. Cl. 3, p. 605.
7) Mohl in Linnaea, 1839, p. 281; Hofmeister, vergl. Unters., 74.

socarpeen ist der primäre Kern sogar während der Anlegung dieses Ringes noch vorhanden; er verschwindet, und es bildet sich für jede der neu entstehenden Zellen ein neuer erst während der allmäligen Ausbildung dieser Scheidewand[1]).

Nicht immer folgt dem Auftreten eines neuen Zellenkerns die Individualisirung einer denselben einschliessenden Protoplasmamasse zu einer Primordialzelle. In einigen der Reproduction dienenden Zellen der Phanerogamen erscheinen häufig Zellkerne, welche wieder verschwinden, ohne dass es zur Bildung von Zellen um sie gekommen wäre.

Solche transitorische Kernbildung findet sich in Pollenzellen von Lilium, Oenothera[2]), von Narcissus u. A.; im befruchteten Embryosacke der endospermlosen Phanerogamen[3]). So z. B. gelegentlich und unbeständig bei Tropaeolum, Orchis, Najas.

In ganz constanter Weise findet sich die Bildung von Kernen, auf welche Zerklüftung des Zelleninhaltes zu Primordialzellen nicht folgt, bei Leptomites lacteus (Saprolegnia lactea). »Die dichotomisch verzweigten Fäden, aus welchen diese Pflanze besteht, sind stellenweise mit Stricturen versehen, welche ihnen ein gegliedertes Ansehen geben. Jedoch stehen die Glieder durch die offenen Stricturen hindurch in ununterbrochener Communication, so dass der ganze Faden vor seiner Fructification streng einzellig ist. In jedem Gliede liegt meist in der Nähe der Strictur ein grösserer Kern, welcher seinen Ort wechselt und häufig der Strictur eingezwängt, dieselbe verschliesst. In älteren Gliedern findet man mehrere Kerne[4]).«

Weitere Vorboten der Trennung des protoplasmatischen Inhalts einer in Vermehrung begriffenen Zelle treten nach der Bildung zweier neuer secundärer Zellenkerne in der Art auf, dass körnige, dem Protoplasma der Zelle eingelagerte Bildungen zwischen je zwei Kernen zu einer, auf der die Mittelpunkte der beiden Kerne verbindenden Linie senkrechten Platte sich anordnen. So in den Pollenmutterzellen vieler Phanerogamen, z. B. Passiflora coerulea[5]), in den Sporenmutterzellen von Equisetum. Solche plattenförmige Anhäufungen finden sich auch in dem protoplasmatischen Inhalte derartiger Zellen dieser Pflanze, der sich zu einer, den Zellraum nicht ausfüllenden Kugel zusammengezogen hat. Die Scheidewand, welche demnächst die Zelle in zwei Hälften theilen wird, geht genau durch die Mitte der Körnerplatten. In vielen Fällen ist die Anhäufung so schmal, und aus so kleinen Kernchen gebildet, dass sie auf dem optischen Durchschnitt der Zelle nur als dunkler Streifen erscheint[6]), so bei den Pollenmutter-

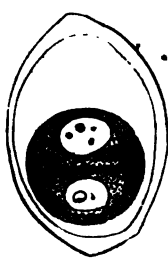

Fig. 17.

Fig. 17. Pollenmutterzelle der Passiflora coerulea, nach Bildung zweier secundärer Kerne und einer, auf der Verbindungslinie der Mittelpunkte derselben stehenden Körnerplatte, aus einer etwas abgewelkten Anthere genommen und in deren Inhaltsflüssigkeit untersucht. Die durch Verdunstung bewirkte Steigerung der Concentration dieser Flüssigkeit hat die Contraction des protoplasmatischen Zelleninhalts zur Kugel zu Wege gebracht. Man erkennt, dass die Körnerplatte ausser allem Zusammenhange mit der Zellhaut steht.

1) De Bary, Unters. üb. die Conjugaten, p. 17. 19.
2) Nägeli, Entwickelungsgesch. des Pollens, Zürich, 1842, Taf. 2, fig. 26, 42, bei Lilium als Zellenbildung gedeutet.
3) Hofmeister in Pringsheims Jahrbüchern, 1, p. 186.
4) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 2, p. 230.
5) Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 654.
6) Unger, merismat. Zellenbildung, 4, der indess diesen Streifen irrthümlich als Anlage der festen Scheidewand deutet.

zellen von Hemerocallis. Aehnliche plattenförmige Anhäufungen finden sich in den zur Tochterzellenbildung sich anschickenden Endzellen der Staubfadenhaare von Tradescantia, der Blumenblatthaare von Hibiscus, der rückwärts sprossenden Embryoträger von Orchis. Anderwärts bildet sich, anstatt einer solchen Körnerplatte, ein Körnergürtel, ein Ring aus Körnchen, dessen Durchmesser ebenfalls zu der, die Mittelpunkte der beiden secundären Kerne verbindenden Linie senkrecht ist, so oft in den Sporenmutterzellen von Equisetum [1], von Psilotum, stets in den Pollenmutterzellen von Pinus. Hier spaltet sich nachher der Gürtel in zwei aneinander parallele Zonen, zwischen denen die Scheidewand verlauft, welche die Zelle in zwei Hälften theilen wird, dafern es überhaupt zur Bildung einer solchen kommt, dafern nicht vor Zerklüftung des Inhalts der Mutterzelle in zwei Tochterzellen die beiden secundären Kerne wieder aufgelöst und an ihrer Stelle vier tertiäre gebildet werden, die nach den Ecken eines Tetraeders sich ordnen [2]. In den Zellen junger Moosblätter, welche noch in lebhafter Vermehrung begriffen sind, bildet sich in jeder Zelle ein einziger relativ grosser Chlorophyllkörper von Form eines stark abgeplatteten Ellipsoïds. Bevor eine Theilung der Zelle erfolgt, erscheinen in ihr nicht allein an der Stelle des verschwindenden primären Kerns zwei neue secundäre Kerne, sondern es zerfällt auch der Chlorophyllkörper in zwei, von der Fläche des Blatts gesehen ebenfalls kreisrunde Chlorophyllmassen, deren jede einen der secundären Kerne einschliesst, und zwischen denen die Scheidewand erscheint, welche die Zelle in zwei Tochterzellen theilt [3]. Auch bei Anthoceros laevis folgt dem Auftreten zweier neuen Zellenkerne in älteren, zur Theilung bestimmten Zellen der Aussenfläche die Zerklüftung des einzigen, grossen, platten Chlorphyllkörpers, welcher den primären und die secundären Zellenkerne einschloss, in zwei, zwischen denen die später auftretende Theilungswand der Zelle verlauft [4]. Auch diese Erscheinungen, welche gleich dem ihnen vorausgehenden Auftreten neuer Zellenkerne in der Regel die sehr nahe bevorstehende Bildung neuer Zellen ankündigen, haben nicht unbedingt, und nicht in allen Fällen die Sonderung des Zelleninhalts in neue Primordialzellen zur Folge. Die Körnerplatten bei Passiflora werden häufig, die Körnergürtel bei Pinus und Equisetum in der Regel sammt den beiden grossen sekundären Kernen wieder aufgelöst, noch bevor es zur Bildung neuer Primordialzellen kam. Es bilden sich vier, bei Passiflora coerulea oft auch mehr tertiäre Zellenkerne und zwischen je zweien dieser neue Körnerplatten. Da erst erfolgt die Theilung der Mutterzelle in so viele Tochterzellen, als Zellenkerne vorhanden waren [5]. Bei Anthoceros zeigen die Zellen der Wandungen des oberen Theils halbentwickelte Früchte, ziemlich ausnahmslos zwei Chlorophyllkörper, deren jeder einen Zellenkern einschliesst, ohne dass noch eine Theilung der Zellen vor sich ginge [6].

Man könnte geneigt sein, der Spaltung und Verdoppelung der eigenthümlich gestalteten Chlorophyllmassen, welche in den Zellen vieler Zygnemaceen und aller Desmidieen jeder vegetativen Zellenvermehrung unmittelbar folgt unter den nämlichen Gesichtspunkt zu bringen. Dieses erscheint aber darum unzulässig, weil dieselben Erscheinungen auch in solchen Zellen eintreten, die, zur Copulation bestimmt, das Ende des vegetativen Lebens erreichen.

---

1) Hofmeister, vergl. Unters., 98. 2) Vergl. Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 671.
3) Derselbe, vergl. Unters., 65. 4) Derselbe, ebendaselbst, 3.
5) Derselbe in Bot. Zeit., 1848, p. 651, 671. 6) Derselbe, vergl. Unters., 4.

§ 14.
Zellbildung aus dem gesammten Protoplasma der Mutterzelle.

In der Mannichfaltigkeit der, bei der Neubildung von Pflanzenzellen wahrnehmbar werdenden Erscheinungen treten uns zunächst zwei grosse Verschiedenheiten entgegen. Entweder geht der ganze bildungsfähige Inhalt der Mutterzelle, das Protoplasma mit seinen sämmtlichen Einschlüssen, in die Bildung der neuen Primordialzellen ein. Die Mutterzelle schliesst dann mit der Hervorbringung von Tochterzellen ihr selbstständiges Dasein. Dies ist die Tochterzellbildung aus dem gesammten Zelleninhalte. Oder aber es wird nur ein Theil des Protoplasma und der Einschlüsse der Mutterzelle zur Neubildung von Zellen verwendet. Die Tochterzellen leben dann vorerst in der zunächst noch fortvegetirenden Mutterzelle, zu der sie sich verhalten etwa wie die Embryonen eines Säugethieres zum mütterlichen Organismus: Zellenbildung im Zelleninhalte.

Die erstere Form der Zellenbildung ist die im Pflanzenreiche weitaus verbreitetere. Innerhalb des vegetativen Wachsthumes kommt sie — von krankhaften und zugleich zweifelhaften Erscheinungen abgesehn — allein und ausschliesslich vor. Wo sie als Zellenvermehrung auftritt, wo mehr als eine neue Zelle aus dem Inhalt einer Mutterzelle gebildet werden, wo also die Bildung von Primordialzellen durch Theilung des Inhalts der Mutterzelle erfolgt, da zeigt die Beobachtung überall, wo überhaupt eine Allmäligkeit der Entwickelung sichtbar ist, wo nicht etwa die Trennung der Inhaltsmassen urplötzlich geschieht, dass vielmehr die Sonderung des Zelleninhalts zu neuen Primordialzellen von der Peripherie nach dem Centrum vorschreitet. Die Trennung des Zelleninhalts in mehrere Primordialzellen stellt sich als Abschnürung dar. Die Modificationen, unter denen sie auftritt, beziehen sich auf die Zeit und den Ort des Erscheinens fester, elastischer Membranen um die zu neuen Primordialzellen gesonderten Inhaltsmassen der Mutterzelle; auf das räumliche Verhältniss dieser Primordialzellen zur Höhlung der Mutterzelle, sowie zu einander; endlich auf die Zahl der neu gebildeten Primordialzellen.

Es bedingt diese Form der Zellenbildung, um überhaupt als Bildung neuer Zellen in die Erscheinung treten zu können, allgemein und selbstverständlich eine Aenderung des Verhältnisses zwischen dem Volumen der Zellhöhle und des protoplasmatischen Zelleninhalts zu Ungunsten des letzteren. Wo innerhalb der festen elastischen Haut einer Zelle der protoplasmatische Inhalt zu einer einzigen oder zu mehreren neuen, den Raum der alten Zellmembran nicht ausfüllenden neuen Zelle sich gestaltet, da muss nothwendig entweder eine relative Zunahme des Zellraumes durch tangentiale Dehnung der Zellwand, oder eine Abnahme des Umfanges des protoplasmatischen Zelleninhalts stattfinden. Und auch da, wo bei der Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle zu mehreren primordialen Tochterzellen diese den Raum jener von Anfang an völlig ausfüllen, ist eine Aenderung des Verhältnisses der räumlichen Ausdehnung von Zellhöhlung und protoplasmatischem Inhalt der Zelle nöthig, um den Platz für die Anlegung der Membranen der Tochterzellen, sei es auch nur den für die festen Scheidewände herzustellen, durch welche die Tochterzellen von einander

getrennt werden. Allerwärts, wo der Entwickelungsgang der genaueren Beobachtung und Messung zugänglich ist, wird dabei das Raumverhältniss zwischen Zellhöhle und protoplasmatischem Zelleninhalt durch Verkleinerung des letzteren geändert; eine Verkleinerung, die nur selten von einer Volumzunahme der Zellhöhle begleitet ist (z. B. bei den Sporenmutterzellen von Phascum). Die Fälle sind sehr zahlreich, in denen innerhalb der ihr Volumen nachweislich nicht verändernden Zellhöhlung der protoplasmatische Inhalt zu einem oder mehreren, zunächst (oft während längerer Zeit) einer festen, elastischen Hülle entbehrenden, sphäroïdischen oder doch abgerundeten Massen sich ballt. Und bei keinem der Vorgänge der Neubildung mehrerer Tochterzellen aus dem gesammten Inhalte einer Mutterzelle, während deren eine messbare Zunahme des Volumens der Höhlung dieser stattfindet, geben die beobachteten Maasse einen Anhalt zu der Annahme, dass das Volumen des protoplasmatischen Inhalts der Zelle völlig stationär bleibe, keine relative Abnahme im Zeitpunkte der Zerklüftung zu mehreren Primordialzellen erfahre.

Die Contraction des protoplasmatischen Inhalts, und die längere Dauer des Mangels einer festen, elastischen Haut um die neugebildeten Primordialzellen sind Thatsachen von entscheidender Wichtigkeit für die Auffassung des Vorganges der Zellbildung überhaupt. Um sie vollständig festzustellen, bedarf es der Anführung zahlreicher Beispiele. Ich gebe im folgenden eine Zusammenstellung solcher: unvermeidlich ist es, dabei auf Vorgänge nochmals einzutreten, die schon in den vorausgehenden §§ als Belege für andere Erfahrungssätze erörtert wurden. — Jene Erscheinungen sind zunächst sehr deutlich zu beobachten bei Bildung der Schwärmsporen von Algen und Pilzen. Sie alle entbehren bei der Anlegung und die meisten selbst noch während des Schwärmens, mindestens während der ersten Zeit desselben, der festen Zellhaut vollständig; ihr Körper ist nur von der Hautschicht des Protoplasma umgränzt. Den Beweis für die Abwesenheit der festen Membran liefert das Zerfliessen der Sporen, welches eintritt, wenn dieselben durch Quetschung, Verletzung, plötzliche Erwärmung auf eine Temperatur von etwa + 50° C., durch Entziehung des Sauerstoffs (vermittelst der Abschliessung des Wassers, in welchem sie sich bewegen, von der freien Luft) getödtet werden. Die Schwärmspore nähert unter solchen Verhältnissen ihre Form der Kugel; es bilden sich Vacuolen innerhalb ihres Protoplasma an Stellen, wo deren normal keine vorkommen; diese Vacuolen nehmen an Umfang zu, sie drängen sich aus der Hautschicht hervor, indem diese über dem meist hervorragenden Punkte der Vacuole immer dünner wird, endlich sich ganz zurückzieht und der Vacuolenflüssigkeit gestattet, in das umgebende Wasser sich zu ergiessen. Dann wird von Innen heraus die Masse der Schwärmsporen angegriffen; ihre Substanz vertheilt sich unter fortdauerndem Aufquellen mehr und mehr im Wasser, endlich auch die der peripherischsten Schicht, ohne dass während dieser Vorgänge eine Elasticitätserscheinung der Hautschicht oder eine das Wasser vom Protoplasma trennende Membran sichtbar würde [1]). Der nämliche Beweis ergiebt sich ferner aus der Trennung derselben in zwei Hälften, die beim Ausschlüpfen aus der engen Oeffnung der Mutterzelle bisweilen vorkommt (S. 29), und noch schlagender aus der Zweitheilung von Schwärmsporen durch Abschnürung, wie sie bei der Saprolegniee Aphanomyces bisweilen abnormer Weise, regelmässig und normal aber bei vielen Myxomyceten eintritt. Die Schwärmsporen von Aphanomyces entstehen in sehr grosser Zahl innerhalb derselben Mutterzelle, in welcher sie in einer Längsreihe geordnet sind. Nach dem Austritt aus derselben bleiben sie vor der Mündung zunächst liegen, und ordnen sich, indem jede nachgeschobene an einer Stelle geringen Widerstands zwischen die bereits ausgetretenen sich eindrängt, zu einem Hohlkörper von Form eines Kugelmantels. In dieser Anordnung erhalten sie jede eine Umkleidung mit einer festen Zellhaut, und bilden so eine Hohlkugel, aus parenchymatisch verbundenen polye-

1) Mohl in Bot. Zeitg., 1855, p. 694.

drischen Zellen. Der protoplasmatische Inhalt jeder dieser Zellen schlüpft nach kurzer Zeit aus, und bewegt sich als kurz birnförmig, mit zwei seitlich angehefteten schwingenden Wimpern, deren eine nach vorn, eine nach hinten gerichtet ist, im Wasser umher. Von jenen polyedrischen Zellen übertreffen einige die übrigen häufig um das Doppelte an Volumen. Höchst wahrscheinlich beruht dies darauf, dass während des Durchdrängens durch die enge Mündung der Sporenmutterzelle zwei der primordialen Schwärmsporenanlagen mit einander vollständig verschmolzen. Aus diesen grossen Zellen schlüpfen Schwärmsporen von der doppelten Grösse der übrigen aus. Diese sind länglich, und tragen an jedem Ende ein Wimperpaar. Während des Schwärmens streckt der Körper solcher Sporen sich mehr und mehr in die Länge; er krümmt sich, beide Enden bald nach der nämlichen, bald nach entgegengesetzten Seiten wendend. Die Bewegungen machen den Eindruck, als strebten beide Enden sich von dem Mitteltheile loszureissen. Endlich beginnt der ganze Körper, unter beständiger Fortdauer der Krümmungen, sich in der Mitte quer einzuschnüren. Die Einschnürung schreitet rasch so weit fort, dass die beiden Hälften nur noch durch einen kurzen Faden verbunden sind. Dieser wird zerrissen, die abgerissenen Stücke werden jedes in die Masse einer der getrennten Hälften eingezogen, und diese zwei Hälften, jede genau von Form und Grösse einer gewöhnlichen Zoospore, suchen das Weite[1]. — Die Schwärmsporen der Myxomyceten nehmen nach dem Ausschlüpfen des protoplasmatischen Inhalts der ruhenden Sporen aus deren starren Häuten ziemlich rasch an Grösse zu. Wenn sie nicht ganz das Doppelte der ursprünglichen erreicht haben, vermehren sie sich durch Zweitheilung. Die Bewegungen werden träger, hören zuletzt auf, die schwingende Wimper und die contractile Vacuole verschwinden. Der Körper nimmt eine breit oblonge, an beiden Enden gleichmässig abgerundete Form an. Nun beginnt er sich in der Mitte quer einzuschnüren, und ist, indem die Einschnürung rasch centripetal fortschreitet, nach wenigen Minuten in zwei Kugeln zerfallen. Die beiden kugeligen Theilungsprodukte beginnen sofort dieselben Gestaltveränderungen, wie die eben ausgekrochenen Schwärmer, nehmen alsbald längliche Form an, und bewegen sich mit Hülfe einer schwingenden Wimper[2].

Bei der Bildung von Schwärmsporen aus dem protoplasmatischen Inhalte einer Mutterzelle findet allgemein eine Volumenverminderung des zu neuen Primordialzellen sich individualisirenden Protoplasma statt. Bei Bildung nur einer Schwärmspore innerhalb der Mutterzelle giebt diese Verkleinerung sich zu erkennen durch die Abrundung des Inhalts an den Ecken und Kanten der Höhlung der Mutterzelle, deren Umfang stationär bleibt. So bei Vaucheria clavata[3], bei Oedogonium und Bulbochaete[4], bei Stigeoclonium[5] Chaetophora[6] u. s. w. Wo mehrere Schwärmsporen aus dem protoplasmatischen Inhalte einer Mutterzelle gebildet werden, wird die Zusammenziehung der Masse der Sporen in der Abrundung derselben, in dem Auftreten von wässeriger Flüssigkeit erfüllter Räume zwischen denselben kenntlich, und zwar sowohl dann, wenn der protoplasmatische Wandbeleg mit auf der Zellwand senkrechten Trennungsflächen in eine Anzahl von Primordialzellen sich zerklüftet, welche dann zunächst in eine die Intracellularflüssigkeit einschliessende Schicht von Form eines Hohlkörpers geordnet sind, wie nicht minder bei dem Zerfallen des, eine Vacuole mit Intracellularflüssigkeit einschliessenden Wandbelegs in eine Anzahl linienförmig geordneter Primordialzellen, deren jede gleich bei der Entstehung eine grössere Vacuole enthält, als auch dann, wenn der den Hohlraum der Zelle gleichmässig ausfüllende protoplasmatische Inhalt mit nach allen Richtungen des Raumes gestellten Trennungsflächen in neue Primordialzellen sich theilt. Der erstere Fall, der bei Weitem häufigere, tritt ein z. B. bei Bildung der Schwärmsporen von Hydrodictyon. Bei Herannahen des Zeitpunktes derselben verschwinden die dem chlo-

1) De Bary in Pringsheims Jahrb. 2, p. 175.
2) De Bary in Siebold und Kölliker Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 10, p. 153.
3) Unger, die Pflanze im Momente d. Thierwerdung, fig. 7.
4) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 1, p. 26.
5) Nägeli in dessen pflanzenphysiol. Unters., 1, p. 37.
6) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot. 14, Tf. 19, f. 2).

rophyllreichen Wandbeleg der Mutterzelle eingelagerten Amylumkörnchen, allmälig kleiner werdend. In dem Wandbelege erscheinen sehr zahlreiche, an Chlorophyll ärmere, rundliche Stellen, zwischen denen die Chlorophyllkörnchen sich zu plattenförmigen Anhäufungen zusammendrängen, welche auf dem optischen Durchschnitt ein Netzwerk aus dunklen Linien darstellen. Innerhalb jeder auf der Zellhaut senkrechten solchen Platte aus Chlorophyllkörnchen bildet sich eine der Trennungsflächen. Ihre Bildung wird angedeutet durch das Auftreten einer hyalinen Schicht in der Mitte der Platte, von welcher die Körnchen beiderseitig sich zurückziehen. Die Ansicht des Wandbelegs von der Fläche stellt jetzt ein Maschenwerk aus hyalinen, blassgelben Streifen dar, dessen polygonale, 5—7seitige Interstitien von durch dicht gedrängte Chlorophyllkörnchen sehr dunkelgrün gefärbtem Protoplasma ausgefüllt sind. Diese polygonalen Massen runden sich dann zu linsenförmigen Primordialzellen ab, welche einander nicht mehr berühren. Da das Volumen der Mutterzelle während dieser Abrundung nachweislich gleichbleibt, so kann sie nur durch Volumenverminderung der in Bildung begriffenen Primordialzellen erfolgen. — Der Vorgang ist der nämliche bei den innerhalb der Mutterzelle in zitternder Bewegung kurze Zeit schwärmenden, und dann zu einem neuen schlauchförmigen Netze zusammentretenden, wie bei den aus ihr ausschlüpfenden, frei im Wasser sich bewegenden kleineren Schwärmsporen [1]). So auch bei Ascidium [2]), bei Bryopsis, Cladophora, Chaetomorpha und Clothrix zonata und rorida [3]), bei Saprolegnia monoica und dioica. Hier gestattet die Mächtigkeit und Durchscheinendheit des protoplasmatischen Wandbelegs durch Einstellung des Mikroskops auf den optischen Längsschnitt der Zelle sich davon zu überzeugen, dass jede der sich sondernden Parthieen des Wandbelegs zunächst als eine halbkugelig in den Intracellularraum vorspringende Anhäufung von Protoplasma sich ausbildet, welche mit den nächstbenachbarten ähnlichen Anhäufungen durch dünnere, streifenförmige Stellen des Wandbelegs in Verbindung stehen. Diese Streifen verlieren mehr und mehr an Dicke. Ihre Substanz wird in die der halbkugeligen Anhäufungen eingezogen, und diese runden sich darauf zu sphäroïdischen Primordialzellen ab [4]). Ebenso bei der Schwärmsporenbildung von Saprolegnia lactea, aus dem Wandbeleg der durch Bildung einer Querscheidewand innerhalb der Strictur (S. 84) zu Zellen sich umgestaltenden Endglieder der einzelligen Sprossen [5]). Hierher gehört ferner die Bildung der linsenförmigen Sporen des Botrydium argillaceum (an denen bis jetzt noch keine Schwärmbewegung beobachtet wurde) u. v. a. Es kommen auch Fälle vor, in denen die Volumenverminderung der zu einer hohlkörperförmigen Schicht geordneten Sporen so gering ist, dass sie polygonale Form behalten, dicht an einander gedrängt bleibend; ihre Contraction kann hier nur aus dem Vorhandensein geringer Abrundungen der ganzen Gruppe an den scharfen Innenkanten der Mutterzelle erschlossen werden. So bei den durch successive Theilungen des Wandbelegs sich bildenden, mit sehr geringem Locomotionsvermögen begabten Makrosporen von Pediastrum, welche in der, später sich durch Aufquellen erweiternden Mutterzelle zu einem in derselben Ebene liegenden Netze zusammentreten [6]). In dem nahe verwandten Coelastrum sphaericum dagegen erlangen die einzelnen Sporen, gleich denen von Hydrodictyon, die Linsengestalt durch stärkere Volumenverminderung noch innerhalb der an Grösse nicht zunehmenden Mutterzelle, und vereinigen sich in ihr zu einem Netze von Form eines Kugelmantels [7]). — Mit einer eigenthümlichen Modification kommt die Bildung zunächst polygonal bleibender, dichtgedrängter zahlreicher Primordialzellen aus dem gesammten protoplasmatischen Wandbeleg der Mutterzelle bei der den Saprolegnieen angehörigen, und gleich ihren Familiengenossen auf in Wasser verwesender organisirter Substanz lebenden Gattung Pythium vor. Der Inhalt der Mutterzelle, welche auch hier das Endglied eines Fadens ist, schlüpft aus einer an deren Spitze mittelst Durchbohrung einer hier entstandenen papillösen Auftreibung der Membran sich bildenden Oeffnung, nur von einer hyalinen, gallertartigen, sehr dehnbaren und nicht elastischen

1) A. Braun, Verjüngung, p. 280. 2) A. Braun a. a. O. p. 136.
3) Thuret a. a. O. Tf. 16, 17, 18.
4) A. Braun a. a. O. p. 287; Pringsheim in N. A. A. C. L. 23, 1, p. 402.
5) Pringsheim in dessen Jahrb. 2, p. 232. 6) A. Braun, Verjüngung, p. 353.
7) Pringsheim in Flora 1852, Tf. 6. f. 2.

Hautschicht umhüllt, und rundet sich vor der Oeffnung zu einer Kugel, deren Umhüllung alsbald etwas erhärtet. Schon vor dem Ausschlüpfen waren in dem protoplasmatischen Inhalte der Mutterzelle regelmässig vertheilte, rundliche helle Flecken sichtbar geworden, Anzeichen bevorstehender Theilung. Während des Hindurchgleitens des Inhalts durch die Oeffnung der Mutterzelle verschwinden diese, werden aber sofort nach dem Austritte wieder sichtbar. Ihrem Wiederauftreten folgt sehr rasch die Theilung des protoplasmatischen Wandbelegs. Schon zwei Minuten nach dem Austreten beginnen langsame Hin- und Herdrehungen der Protoplasmakugeln um ihre Längsachse innerhalb der blasigen Hülle. Rasch wird die Drehung lebhafter. Einkerbungen, die von der Peripherie des Protoplasma zwischen die hellen Stellen eindringen, zeigen den Beginn ihrer Theilung in so viele Schwärmsporen an, als solcher Stellen vorhanden waren. Bald beginnen die mehr und mehr sich abrundenden Schwärmsporen eigene Bewegungen, noch ehe das Volumen der umschliessenden kugeligen Hülle merklich zunahm. Endlich quillt diese Hülle etwas auf; plötzlich verschwindet sie spurlos, indem ihre Substanz im umgebenden Wasser sich vertheilt, und die Schwärmsporen eilen davon[1]). Die Zertheilung des eine gestreckte Vacuole umschliessenden protoplasmatischen Wandbelegs einer cylindrischen Zelle in eine Reihe von getrennten Primordialzellen, deren jede einen Intracellularraum mit wässeriger Flüssigkeit umschliesst, findet sich bei Schwärmsporenbildung besonders anschaulich an Aphanomyces stellatus. Die in einem der cylindrischen Schläuche bevorstehende Schwärmsporenbildung wird dadurch angezeigt, dass der protoplasmatische Wandbeleg sich in Querzonen von ungleicher Höhe und Dichtigkeit sondert. Die dickeren, an körnigen Einlagerungen reicheren Gürtel sind 2—3 mal so hoch als der Durchmesser der Zelle; die sie trennenden Querzonen aus einer weit dünneren Lage hyalinen, wenige Körnchen enthaltenden Protoplasma sind um mehr als die Hälfte kürzer. In den dickeren Gürteln ist das Protoplasma in körnchenreichere und körnchenärmere Längsstreifen von wechselnd grösserer und geringerer Mächtigkeit geordnet. Diese Streifen fliessen weiterhin zu einer gleichmässigen Masse zusammen, während das Protoplasma von der Innenwand der Zelle sich zurückzuziehen beginnt. Der intracellulare Raum wird dabei zu einer dünnen axilen Röhre verengt. Diese Veränderung geschieht sehr rasch, in 1—2 Sec. Wenige Minuten später ziehen sich die hellen Quergürtel des Wandbelegs nach Innen zusammen. Jeder schnürt sich in seiner Mitte langsam mehr und mehr ein, und stellt einen feinen, je zwei dickere Portionen verbindenden Faden dar: endlich reisst dieser, und die Stücke fliessen in die benachbarten dickeren Protoplasmamassen über. Jede solche stellt nun eine cylindrische, an den Endflächen abgerundete Primordialzelle dar, die Anlage einer Schwärmspore. Die Zwischenräume zwischen je zweien derselben enthalten nur wässerige Flüssigkeit[2]). Der Vorgang ist in allen Stücken der, S. 52 geschilderten künstlichen Zusammenziehung des protoplasmatischen Inhalts der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae vergleichbar.

Die Zerklüftung des die Mutterzelle gleichmässig ausfüllenden Protoplasma zu einer Anzahl nach allen Richtungen des Raumes hin neben einander liegenden, späterhin als Schwärmsporen ausschlüpfenden Primordialzellen kommt mit Sicherheit bei einer Anzahl parasitischer Pilze vor. Bei den, auf lebenden Wasserpflanzen mittelst die Aussenhaut der Epidermiszellen durchbohrenden wurzelhaarähnlichen Ausstülpungen ihrer Zellhaut schmarozenden Chytridien theilt sich der den ganzen Innenraum der kugeligen Sporenmutterzelle gleichartig erfüllende protoplasmatische Inhalt in eine sehr grosse Zahl zunächst polygonaler, dann durch gelinde Zusammenziehung sich abrundender Primordialzellen, die nach kurzer Frist als Schwärmspore die Zelle verlassen[3]). Cystopus candidus und cubicus bilden die kurzgliedrigen Enden ihrer aus der Nährpflanze hervorbrechenden Fäden durch Anschwellen der Endzelle und je der zweiten Zelle von dieser rückwärts zu Ketten aus abwechselnd weiteren und engeren Zellen um. Die weiteren vereinzeln sich leicht. Sie sind Mutterzellen von Zoosporen. Werden sie

1) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 288; de Bary ebendas. 2, p. 184.
2) De Bary in Pringsheims Jahrb. 2, p. 170.
3) Cohn in N. A. A. C. L., 24, 1, p. 146; A. Braun, Abhandl. Berliner Akad., 1855, p. 26.

allseitig von Wasser benetzt (bringt man sie zwischen Objectträger und Deckglas in eine Wasserschicht), so schwellen sie rasch auf, ändern ihre Form zu der eines gestreckten Ellipsoïds, das am einen Pole eine papillöse Ausstülpung der Zellhaut trägt, während in dem bis dahin homogenen trüben Protoplasma des Inhalts eine Anzahl kugeliger Vacuolen von verschiedener Zahl und Grosse auftritt. Nach einiger Zeit erscheint das Protoplasma von dunkleren Körnchen durchsäet; die grösseren Vacuolen verschwinden, und nun wird der Inhalt plötzlich durch gleichzeitig entstehende, sehr zarte Linien in polyedrische Portionen getheilt, deren jede in ihrer Mitte eine blasse Vacuole zeigt. Diese Theilungsprodukte sind die künftigen Schwärmsporen. Ihre Zahl beträgt bei C. candidus 5—8, bei C. cubicus 8—12. Der ganze Process wird in $1\frac{1}{2}$ bis 3 Stunden vollzogen[1]). Die Schwärmsporen runden ihre Ecken und Kanten noch innerhalb der an Volumen nicht zunehmenden Mutterzelle etwas ab. — In ähnlicher Weise geschieht die Schwärmsporenbildung aus dem Inhalte der zur Citronenform anschwellenden und leicht sich ablösenden Endglieder der Zweige (der Akrosporen, die in feuchter Luft auch der Keimung mit einem gewöhnlichen Pilzfaden fähig sind) von Peronospora infestans, wenn diese unter Wasser keimen[2]). — Synchytrium Taraxaci, ein die Epidermiszellen lebender Pflanzen des Taraxacum officinale bewohnender Schmarozerpilz enthält in den zu Schwärmsporenbildung sich anschickenden Sporenmutterzellen (jede Zelle des entwickelten Parasiten functionirt als solche Mutterzelle) ein den Zellraum vollständig ausfüllendes, rothgelb gefärbtes, durch sehr zahlreiche gleichmässig vertheilte feine Körnchen undurchsichtiges Protoplasma. Im Laufe der Entwickelung sondert sich die gefärbte feinkörnige Substanz in zahlreiche kleine, unregelmässig rundliche oder eckige Portionen, welche durch schmale anastomosirende Streifen farblosen körnerfreien Protoplasmas von einander getrennt sind. In jeder Portion rücken die Körner mehr und mehr aneinander, nehmen an Grösse zu, an Zahl ab, verschmelzen endlich zu genau kugeligen, scharf umgränzten Körpern. Sie allein sind die Träger des Pigments; das übrige Protoplasma, durch dessen Substanz sie nach allen Richtungen in annähernd gleichen Entfernungen verstreut sind, ist farblos. Das Protoplasma theilt sich mit planen, zwischen den lebhaft rothen Kugeln verlaufenden Zerklüftungsflächen in ungefähr so viele Primordialzellen, als jener Kugeln vorhanden sind: selten schliesst eine Primordialzelle zwei derselben ein. Diese zunächst polygonalen jungen Schwärmsporen runden sich noch in der unverändert bleibenden Mutterzelle zu Kugeln ab, bevor sie ausschwärmen. Auch diese Entwickelung wird sehr rasch zurückgelegt; in etwa 2 Stunden[3]).

Der Mangel an Elasticität der äusseren Umgränzung der Schwärmsporen geht daraus hervor, dass jede neugeborene Schwärmspore bei Behandlung mit Reagentien, die das Protoplasma zur Zusammenziehung bringen, eine das ursprüngliche Volumen beibehaltende äussere Membran überall nicht erkennen lässt, vielmehr in ihrer ganzen Masse einschrumpfend auf einen kleineren Raum sich zusammenzieht[4]).

Die Zeitfrist, nach deren Verlauf die nackten Schwärmsporen von einer festen elastischen Membran umkleidet werden, ist für die verschiedenen Formen von sehr ungleicher Dauer. Allen Gliedern der Algenfamilie der Volvocinen ist es gemeinsam, dass starre, die Schwärmzellen umhüllende Membranen noch während der Beweglichkeit derselben auftreten, Membranen, welche den beweglichen Wimpern der Sporen den Durchtritt durch enge Löcher verstatten. Unmittelbar nach dem Beginn der Bewegungen entbehren aber alle Volvocinen der festen Membranen; die Schwärmzellen von Clamidococcus etwa 12 Stunden lang nach dem Ausschlupfen; die Zellen der schwärmenden Familien von Volvox und Stephanosphaera bis zum Auseinanderrücken der grün gefärbten Primordialzellen, eine Periode, die bei Stephanosphaera beiläufig 6 Stunden, bei Volvox etwa 24 Stunden dauern mag. Einige Fadenalgen zeigen starre, mit Löchern für den Durchgang der bewegenden Wimpern versehene Zellhäute schon in der letzten Zeit ihres Schwärmens; so Ectocarpus siliculosus[5]); ferner Chaetophora elegans, Dra-

1) De Bary, Berichte naturf. Ges. Freiburg, 1860, p. 6.
2) De Bary ebendas. 12; derselbe, Kartoffelkrankheit, Lpzg. 1861, f. 4, 5.
3) De Bary und Woronin, Berichte naturf. Ges. Freiburg, 3, p. 6).
4) A. Braun, Verjüngung, p. 167. 5) Mettenius, Beitr., 1, Heidelberg, 1850, p. 34.

pernaldia und Saprolegnia[1]). Bei der Mehrzahl der Schwärmsporen tritt indess die Zellhautbildung erst nach Beendigung der Bewegungen ein: so bei Oedogonium, Vaucheria. — Das Extrem langer Dauer des Zustandes der Nacktheit des Protoplasma zeigen die Myxomyceten. Der protoplasmatische Inhalt jeder der hartschaligen Sporen derselben gestaltet sich, aus der berstenden Sporenhaut schlüpfend, zu einer schwärmenden Primordialzelle, die später in einen amoebenähnlichen Zustand übergeht (S. 80), und auf dieser Entwickelungsstufe mit anderen solchen Myxamoeben zu einer hüllenlosen, mit selbstständiger Beweglichkeit begabten Protoplasmamasse, einem Plasmodium, verschmilzt (S. 17). In dem hüllenlosen, breiartig weichen Zustande bleibt das Protoplasma — abgesehen von den Fällen seines gelegentlichen Ueberganges in zellige Ruhezustände — bis nach dem Zeitpunkte, in welchem es sich zu den eigenthümlich gestalteten Sporenblasen oder Fruchtkörpern geordnet hat. Dann erst erhält jede Sporenblase ihre feste Hüllmembran, während ihre innere Masse zu Sporen und zu den Röhren des zwischen den Sporen verlaufenden Haargeflechts (Capillitium) sich umbildet. »In dem feinkörnigen Protoplasma treten nach oder schon während der Beendigung des Formungsprocesses Zellkerne auf, in Gestalt zarter, kugeliger, wasserheller Bläschen mit scharfem Umriss, in deren Mitte ein trüber, gleichfalls scharfcontourirter Nucleolus suspendirt ist. Die Zahl der Kerne mehrt sich sehr rasch. Bald sammelt sich um jeden derselben eine Portion des feinkörnigen Protoplasma zu einer gesonderten, aber in Wasser betrachtet noch unregelmässig umschriebenen, leicht zerfallenden Masse, die nun schnell ziemlich regelmässige Kugelgestalt, scharf und zart umschriebene Oberfläche, und an letzterer endlich eine farblose, zarte, von dem Inhalt deutlich geschiedene Membran erhält[2]).« Die Bildung des Capillitium erfolgt gleichzeitig, ist aber noch nicht vollständig aufgeklärt.

Ganz ähnliche Erscheinungen, wie bei der Entwickelung der Schwärmsporen, treten ein bei der Bildung der zur geschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Zellen der Algen und Pilze: ihrer Spermatozoïden und Keimbläschen (Befruchtungskugeln, Oosphärien). Wo bei diesen niederen Gewächsen mit spontaner Beweglichkeit begabte primordiale Zellen, Spermatozoïden, die Träger der befruchtenden Kraft sind, da stimmen diese in Bau und Entwickelung wesentlich mit solchen Schwärmsporen überein, welche ungeschlechtliche Fortpflanzung vermitteln. So unterscheiden sich die Spermatozoïden der Oedogonien nur durch geringere Grösse und geringere Zahl der beweglichen Wimpern von den geschlechtslosen Schwärmsporen derselben Algen[3]); — die der Arten von Fucus ähneln in Entwickelung und Bau völlig den Schwärmsporen der Phaeosporeen[4]). Die von Sphaeroplea unterscheiden sich kaum anders, als durch die braungelbe Farbe von den geschlechtslosen grünen Schwärmsporen der Cladophoreen[5]). Die von Volvox nur unterscheiden sich auffällig von vegetativen Schwärmsporen durch die Beweglichkeit des wimpertragenden Vorderendes des Körpers (S. 34). Und wo der Bau der Spermatozoïden der Kleinheit derselben wegen noch nicht vollständig erkannt werden konnte, wie bei Vaucheria und Saprolegnia, da stimmen doch ihre Entwickelung durch Zerklüftung des protoplasmatischen Wandbelegs der Mutterzelle, und ihre Bewegungserscheinungen mit denen von Schwärmsporen völlig überein. — Nicht minder schlagend ist damit in dem Bildungsgange der bewegungslosen Keimbläschen in Uebereinstimmung. Sie sind allerwärts bei Algen und Pilzen bis zum Momente des Befruchtetwerdens hüllenlose, der festen Zellhaut entbehrende primordiale Zellen, die mindestens in einem Theile ihrer Oberfläche unmittelbar von der ihre Bildungsstätte umspülenden Flüssigkeit berührt werden. So bei Vaucheria sessilis und terrestris in dem Theile, welcher unmittelbar unter der Oeffnung der schnabelförmigen Papille der Haut ihrer Mutterzelle liegt. Das Oogonium (die Sporenfrucht) entsteht als Ast des einzelligen röhrigen Fadens, indem die Zellhaut desselben seitlich in Form einer Papille aufge-

---

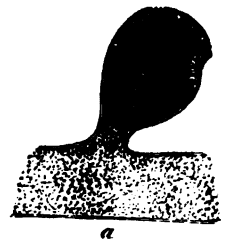
1) De Bary in Bot. Zeit., 1852, p. 495.

2) De Bary in v. Siebold und Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool. 10, p. 137.

3) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 1, p. 36, 38.

4) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot., 3, p. 5; 16, p. 6 — Fucus —; 14, p. 238 — Phaeosporeen. 5) Cohn in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot., 5, p. 187.

trieben wird. »Die Papille schwillt nach und nach zu einem grösseren seitlichen Auswuchs des Fadens an, . . . dieser anfangs nach allen Seiten symmetrische Auswuchs treibt zuletzt eine (der benachbarten Antheridie zugewendete) schnabelartige Verlängerung. . . Auf dieser Entwickelungsstufe erscheint plötzlich an der Basis der Sporenfrucht eine Scheidewand, und von nun an ist diese Sporenfrucht eine selbstständige, von dem sie tragenden röhrigen Faden völlig getrennte Zelle. Noch zuvor . . . bemerkt man in ihrer schnabelartigen Verlängerung die langsame Ansammlung einer farblosen, sehr feinkörnigen Masse[1]). Diese Ansammlung dehnt sich nach Bildung der Scheidewand auch über die Seitenflächen des Inneren der Sporenfrucht eine Strecke weit aus; »durch sie wird nach und nach der übrige Inhalt der Sporenfrucht, Oeltropfen, Chlorophyll und das (grobkörnige Proto-) Plasma immer mehr nach der Rückseite und der Basis der Sporenfrucht gedrängt. . . Endlich wird die Membran der Sporenfrucht gerade am Schnabelfortsatze durchrissen, und die Hautschicht (peripherische farblose Schicht des protoplasmatischen Zelleninhaltes) fliesst zum Theil aus dem geöffneten Fortsatze hervor.« Der ausgetretene Theil reisst ab, gestaltet sich zu einem kugeligen Tropfen, der sich nicht weiter entwickelt. Der im Innern der Sporenfrucht zurückgebliebene Theil der Hautschicht des Protoplasma rundet sich gleichfalls ab, bleibt aber zunächst »noch ohne jede feste membranartige Umgränzung, die erst nach einiger Zeit, plötzlich, auftritt (muthmaasslich erst nach dem Eindringen eines Spermatozoïds in den protoplasmatischen Inhalt der Sporenfrucht)[2]). Mit der Ausstossung eines Theiles der peripherischen Schicht des protoplasmatischen Inhalts des Oogonium aus dem sich öffnenden Schnabelfortsatz gleichzeitig erfolgt (bei Vaucheria terrestris Kütz.) eine geringe Contraction des zurückbleibenden Inhalts, die sich in der Abrundung desselben an der scharfen Innenkante der Basis zu erkennen giebt. Der Inhalt hat sich zu einer selbstständigen Primordialzelle umgewandelt. Diese Zusammenziehung ist ungleich deutlicher bei Vaucheria rostellata Kütz., deren Keimbläschen frei im Raume des Oogonium schweben, und nach der Befruchtung zu einer kugeligen, allseitig von gleich dicker Haut frei in der Sporenfrucht liegenden Spore verwandeln (Fig. 18).



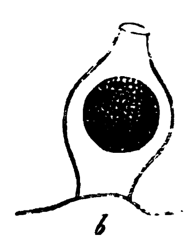


Fig. 18.

Bei einem Theile der Arten der Gattung Oedogonium ist die Volumenverminderung des protoplasmatischen Inhalts der Oogonien bei der Umgestaltung zum Keimbläschen nur gering, so dass sie nur in den scharfen Innenkanten zwischen Seiten- und Endflächen des Oogonium ein Abstand des abgerundeten Keimbläschens von der Innenwand seiner Mutterzelle sichtbar ist; — bei anderen Arten ist sie sehr beträchtlich, so dass das Keimbläschen frei im Mitten des Oogonium schwebt. Bei beiden Artenreihen tritt die Oberfläche der primordialen Zelle mit dem die Pflanze umgebenden Wasser in directe Berührung. Es bildet sich in der Seitenwand der Zellhaut des Oogonium, dicht oder nahe unter dessen Scheitelfläche, eine Oeffnung. Die Keimbläschen, welche die Mutterzelle fast ausfüllen, strecken aus diesem Loche eine kurze warzenförmige Ausstülpung aus farblosem Protoplasma hervor. Aehnlich bei den Keimbläschen der Bulbochaeten. Die Arten mit freischwebenden Keimbläschen sprengen mit einem ringsum-

Fig. 18. Vaucheria rostellata Kütz. (aus Wiesengräben bei Leipzig, April 1846). *a.* Oogonium unmittelbar vor der Scheidewandbildung; die Hautschicht des Protoplasma ist im ganzen Umfange der chlorophyllreichen inneren Masse sehr dick. *b.* nach Oeffnung des schnabelförmigen Fortsatzes; der protoplasmatische Inhalt des Oogonium ist zum Keimbläschen contrahirt.

1) a. a. O. 2) Pringsheim üb. Befrucht. der Algen, Abdruck aus Monatsb. Berl. Akad. 1855, p. 5 ff.

laufenden Risse die Seitenwand des Oogonium dicht unter der Endfläche. Aus der einseitig klaffenden Oeffnung tritt ein inzwischen gebildetes kappenförmiges Membranstück hervor, welches nach unten in die Innenfläche der Oogonienwand übergeht. Dies hervortretende Membranstück (Befruchtungsschlauch Pringsh.) hat an der seitlich aus dem Spalt heraus gewendeten Scheitelstelle ein Loch. Erst nach der Entstehung der Oeffnung in der Oogoniumwand contrahirt sich der protoplasmatische Inhalt der Zelle zum Keimbläschen[1]).

Den einfacher gebauten Formen der Oogonien von Vaucherien und Oedogonien ähnlich verhalten sich die der Coleochaeten: der protoplasmatische Inhalt der, an deren Ende einen lang vorgezogenen apicalen Papille sich öffnenden Oogonienzelle contrahirt sich nur sehr mässig zu einer Primordialzelle, welche nach der Befruchtung eine feste Zellhaut erhält[2]). Der Vaucheria rostellata gleichartig beschaffen sind die Oogonien derjenigen pilzartigen Gewächse, welche nur ein Keimbläschen in jedem Oogonium entwickeln: dieses Keimbläschen schwebt als membranlose Primordialzelle frei in dem Raume der Zelle, aus deren protoplasmatischem Inhalt es sich zusammenballte. Die Oogonien des auf todten, in Wasser oder in feuchter Luft liegenden Organismen wachsenden Pilzes Pythium bilden sich durch Anschwellung der Spitzen oder unterhalb der Spitzen kürzerer Seitenzweige der aus einer einzigen, scheidewandlosen, verästelten Zelle bestehenden Pflanze, welche Anschwellungen durch eine Scheidewand von ihrem Träger sich abschliessen. Der protoplasmatische Inhalt dieser Zellen zieht sich in deren Mittelpunkte zu einem einzigen, kugeligen Keimbläschen zusammen[3]). Ebenso bei Saprolegnia asterospora[4]). Die auf und in lebenden Pflanzen schmarozenden Pilze Cystopus candidus und Portulacae, sowie Peronospora Umbelliferarum, Alsinearum u. v. A. bringen im Innern der Gewebe ihrer Nährpflanzen durch kugeliges Anschwellen von End- oder Mittelstücken ihrer röhrigen Fäden Oogonien hervor, welche durch das Auftreten von Scheidewänden von den vegetativen Fäden getrennt werden, worauf das grobkörnige Protoplasma der Oogonien in deren Centrum zu einem unregelmässig rundlichen membranlosen Körper, einem Keimbläschen, sich ballt, das von einer dicken Schicht farblosen, fast homogenen Protoplasmas umgeben ist. Nachdem das, von aussen an das Oogonium sich anlegende Antheridium eine die Wand des Oogonium durchbohrende, in den Innenraum desselben dringende cylindrische seitliche Ausstülpung bis an die Aussenfläche des Keimbläschens getrieben hat, rundet dieses sich zu einem regelmässigen Sphäroïd ab und bekleidet sich mit einer festen Membran[5]).

Die Keimbläschen der Volvocineen, deren geschlechtliche Organe bekannt sind (Volvox, Stephanosphaera) lassen auf keiner Stufe der Entwickelung eine Verminderung des Volumens ihrer protoplasmatischen Masse nachweisen; da sie nicht allseitig von festen Zellhäuten umgebensind. Sie berühren, nach dem Centrum der schwärmenden Familie hin, die dünnflüssige, structurlose Gallerte, eine von Wasser kaum verschiedene Flüssigkeit, zu welcher die inneren Zellmembranen jeder Familie zeitig aufquellen. Um so deutlicher ist bei ihnen die Abwesenheit jeder elastischen Membran. Von den vegetativen Zellen unterscheiden sie sich nur durch grössern Umfang und grössere Dichtigkeit ihrer Masse. »Die von Volvox globator zeichnen sich zuerst durch keinen speciellen Charakter aus; aber bald erlangen sie einen grösseren Umfang als die übrigen Zellen; ihre grüne Materie nimmt an Masse und an Concentration zu. Dann verlängern sie sich gegen den Mittelpunkt der Familie hin, weil ihre Grössezunahme seitwärts durch den Widerstand der benachbarten Zellen gehindert wird. Auf dem Querdurchschnitt der Familie erscheinen die weiblichen Zellen in nahezu flaschenförmiger Gestalt; mit der Mündung des Halses an die hohlkugelförmige Hülle der Familie angeheftet, mit dem Körper frei in deren Mittelraum ragend.« Nach dem Hinzutritt von Spermatozoïden runden sich die Keimbläschen zu Kugeln und bekleiden sich mit einer elastischen Membran, die späterhin zahlreiche, spitz kegelförmige

1) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 47; und in Monatsb. Berl. Akad. 1856, Mai; de Bary, Bericht Gesellsch. f. Naturwiss. Freiburg 1856, Mai, und in Bot. Zeit. 1858, Beilage, 83. — Die Art der Bildung des Befruchtungsschlauches wird in § 18 erörtert werden.

2) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 2, p. 15. 3) Pringsheim in dessen Jahrb., 2, p. 299.

4) De Bary in derselben Zeitschr., 2, p. 189.

5) De Bary in Ann. sc. nat. 4. Sér. Bot., 20, p. 17, 35.

Protuberanzen erhält[1]). Bei Stephanosphaera pluvialis bilden sich die acht primordialen Zellen, welche in der kugeligen Hüllhaut je einer Familie eingeschlossen sind, gleichzeitig jede zu einem Keimbläschen dadurch um, dass sie die beweglichen Wimpern einbüssen, sich runden, und an Grösse wie an Intensität der grünen Färbung beträchtlich zunehmen. Darauf zerfliesst die Hüllhaut der Familie zu formloser, zitternder Gallerte, in welche hinein die gleichzeitig (durch Zerklüftung sämmtlicher primordialer Zellen anderer Familien) massenhaft auftretenden Mikrosporen[2]) einzudringen vermögen. Die innerhalb der Gallertmasse liegenden, sichtlich membranlosen Keimbläschen haben zum Theil sphäroïdische, zum Theil recht unregelmässige, zwiebackähnliche Gestalten: ein Verhältniss, das offenbar daher rührt, dass verschiedene Stellen der Gallerte dem Ausdehnungsstreben der Keimbläschen ungleichen Widerstand entgegensetzen. Solche Keimbläschen, die drei Stunden lang in einem Wassertropfen gelegen hatten, der sehr zahlreiche Mikrosporen enthielt, waren zu Kugeln gerundet und mit zartern Membranen bekleidet (Beobachtung vom October 1863; ob die Mikrosporen Spermatozoïden sind, bleibe dahin gestellt). Noch anschaulicher treten die Abwesenheit fester Membranen und die Verminderung des Volumens zu neuen Primordialzellen sich gestaltenden Protoplasmas bei der Entwickelung der Keimbläschen derjenigen, wenig zahlreichen Algen und Pilze hervor, welche diese Keimbläschen zu mehreren in einer Mutterzelle aus der Zerklüftung des gesammten protoplasmatischen Inhalts derselben in mehrere Portionen bilden. Die Oosporangien von Fucus vesiculosus und serratus entstehen als Sprossungen von Zellen der Wandungen der hohlkugeligen, der Substanz der Enden eigenthümlich gestalteter Aeste eingesenkten Behälter. Diese Zellen treiben kurz cylindrische, am Vorderende zugerundete Ausstülpungen ihrer Wandungen, welche durch Auftreten einer Querwand zweizellig werden. Die Endzelle schwillt an; ihr protoplasmatischer Inhalt nimmt an Masse und Dichtigkeit zu; und bald zerklüftet dieser sich gleichzeitig in acht, einander berührende polyëdrische Primordialzellen, die sofort mit in Wasser sehr aufquellungsfähigen Membranen sich umkleiden. Bald darauf wird die äussere Schicht der Wand des Sporangium durch Aufquellen der inneren Schicht desselben am Scheitel gesprengt. Sofort trennt sich die innere Schicht der Sporangienmembran von der äusseren, und gleitet, langsam weiter aufquellend, sammt den von ihr umschlossenen acht Keimbläschen, aus dem Risse dieser hervor. Die quellende Membranschicht und die ihren Hohlraum durchsetzenden, gleichfalls aufquellenden Scheidewände dehnen sich in Richtung der Tangenten der eingeschlossenen Keimbläschen weit stärker aus, als diese; so dass dieselben in den sich vergrossernden Fächern frei zu liegen kommen und sich abrunden. Nun vertheilt sich die aufgequollene Membranschicht an ihrer Scheitelregion im umgebenden Meerwasser zu formloser Gallerte, mit Ausnahme ihrer innersten Lamelle, die mehr und mehr anschwellend aus der Oeffnung hervortritt, während die Keimbläschen in ihrer sich erweiternden Höhlung völlig Kugelform annehmen. Endlich zerfliesst auch diese letzte Lamelle der Membran, und die Keimbläschen werden frei. Ihr Volumen ist sichtlich kleiner als zu der Zeit, da sie die Fächer (Tochterzellen) des Sporangium ausfüllten. Sie sind völlig nackte, hüllenlose Protoplasmakugeln. Man kann ihre Form durch gelinden Druck verzerren; sie kehren nach Aufhören des Druckes zur Kugelgestalt zurück. Man kann sie durch dasselbe Verfahren in mehrere Fragmente zerlegen; jedes derselben gestaltet sich zur Kugel. Die Spermatozoïden kleben an der Aussenfläche des nur aus Protoplasma bestehenden Keimbläschens in Menge fest, und setzen durch ihre Bewegungen das grosse Kleimbläschen in Rotation[3]). Bei Behandlung mit einer Lösung von Zinkchlorür oder mit verdünnter Schwefelsäure sieht man die Keimbläschen einschrumpfen; zugleich beginnen aus ihrer Oberfläche Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit auszutreten, welche an Zahl und Grösse rasch zunehmen. Schon 6 Minuten nach Verstattung des Zutritts von Spermatozoïden zu den Keimbläschen sieht man viele derselben von einer zwar unmessbar dünnen, aber dem Austritt jener Tröpfchen Widerstand leistenden, elastischen

1) Cohn in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot., 5, p. 328.
2) Cohn in Siebold und Kölliker, Ztschr. f. wiss. Zool. 4, p. 476.
3) Thuret in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot., 2, p. 202.

Membran umgeben. Mit dem Erscheinen der Membran gleichzeitig endet auch die den Keimbläschen durch die Spermatozoïden mitgetheilte Rotation[1]). Bei Saprolegnia monoïca und dioïca, sowie bei Achlya prolifera entstehen aus dem protoplasmatischen Wandbelege des kugeligen Oogonium mehrere Keimbläschen. Nachdem das Oogonium seine volle Grösse erreicht hat, werden auf der Wand desselben kleine kreisrunde Stellen sichtbar, von welchen der körnchenreiche innere protoplasmatische Wandbeleg sich zurückgezogen hat. Viele dieser Stellen verschwimmen mit einander, indem der sie trennende Wandbeleg verschwindet und sie zusammenrücken, rundlichen Umriss annehmend. Hierdurch entstehen eine Anzahl gleich grosser ovaler oder runder Stellen in ziemlich gleichmässiger Vertheilung über die Innenfläche der Wand. (Diese Stellen werden später zu Löchern). Gleichzeitig mit deren Auftreten zieht sich der protoplasmatische Wandbeleg zwischen je einer Gruppe von helleren Stellen zu dickeren Anhäufungen zusammen. Diese dickeren Parthieen sind durch breite aber dünne Protoplasmabänder verbunden. Nach und nach werden diese schmäler und noch dünner; bald erscheint jede einzelne Masse mit den übrigen nur noch durch dünne Schleimfaden verbunden, bis endlich auch diese reissen und die gesonderten Protoplasmamassen der Wand des Oogonium anliegend, zu Sphäroïden, den Keimbläschen, sich abrunden[2]). — Die cylindrischen vegetativen Zellen der Sphaeroplea annulina enthalten innerhalb eines Wandbelegs aus Protoplasma eine Längsreihe grosser Vacuolen, welche nur durch dünne, scheidewandähnliche Platten aus Protoplasma von einander getrennt sind. Ein Theil des Protoplasma ist, von Chlorophyllfarbstoff durchdrungen, grün gefärbt: dieses farbige Protoplasma ist den transversalen Platten farblosen Protoplasmas eingelagert, und ausserdem gürtelförmig in den Strecken des Wandbelegs verbreitet, an welchen eine der scheidewandähnlichen Platten ihren Ursprung nimmt. Dem grünen Protoplasma sind Amylumkörner eingebettet. Bei Herannahen der Bildung der Keimbläschen wird diese zierliche Anordnung des Inhalts gestört. Die Zahl der Vacuolen mehrt sich, während deren Grösse abnimmt, so dass der Zelleninhalt ein schaumiges Ansehen erhält. Die Amylumkörner sind ohne wahrnehmbare Ordnung darin vertheilt. Wenig später aber ordnen diese sich zu Gruppen von zweien und mehreren. Um jede solche Gruppe erscheint ein Klumpen des grünen, dichteren Protoplasma angesammelt. Nach einiger Zeit liegt in der Achse der Zelle, innerhalb des durch kleine Vacuolen schwammigen, minder dichten Protoplasma eine Reihe solcher Klumpen in gleichen Abständen. Die Zahl der Vacuolen im umgebenden schaumigen Protoplasma nimmt nunmehr ab, indem die Vacuolen sich vereinigen; die sie trennenden Protoplasmaschichten zu Strängen zusammen schwinden. Dabei fliesst dieses Protoplasma allmälig in die in der Achse der Zellen liegenden Ballen über. Diese erhalten dadurch ein sternartiges Aussehn; dabei wird zwischen je zweien ein, straff durch die Zellhöhle gespanntes, dünnes Diaphragma aus zähem Protoplasma sichtbar. Diese Diaphragmen sind, wie die nächste Entwickelungsstufe zeigt, die Profilansichten der einander berührenden Hautschichten einer Reihe von Primordialzellen, deren jede den Durchmesser der Mutterzelle völlig ausfüllt. Das zwischen zwei Diaphragmen eingeschlossene grüne Protoplasma zieht seine strahligen Fortsätze ein, und nähert sich einem der Diaphragmen, in der nämlichen Zelle bald dem rechts, bald dem links angränzenden. Kurz darauf spaltet sich jedes Diaphragma in zwei Lamellen, und das farblose Protoplasma, aus dem es besteht, contrahirt sich rasch, das grüne gefärbte eng umschliessend. So verwandelt sich der zerklüftete protoplasmatische Inhalt der Zelle in eine Anzahl unregelmässig gerundeter, von der ausserhalb derselben befindlichen, schleimigen Inhaltsflüssigkeit scharf abgegränzter Primordialzellen, den jungen Keimbläschen. Diese nehmen weiterhin, durch fortgesetzte Contraction, regelmässige Kugelform an. Auch dann noch entbehren sie der festen Membran; diese erscheint erst nachdem Spermatozoïden, durch inzwischen in der Haut der Mutterzellen entstandene runde Löcher in den Innenraum derselben einschlüpfend, mit den Keimbläschen in Berührung gekommen sind[3]). Auch bei der Copulation.

1) Thuret in Mém. Soc. des sc. nat. d. Cherbourg, 5, 1857, Avril.
2) Pringsheim in N. A. A. C. L. N. C. 23, 1, p. 420.
3) Cohn in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot., 5, p. 196.

derjenigen besondern Form der geschlechtlichen Zeugung einer unter der Bezeichnung der Conjugaten (de Bary) zusammengefassten Gruppe einfach organisirter Gewächse; — deren Wesen dahin besteht, dass der protoplasmatische Inhalt zweier an Grösse und Beschaffenheit gar nicht oder doch nur sehr wenig verschiedener Zellen, zwischen deren Innenräumen eine offene Communication hergestellt wird (§ 28) zur Bildung eines neuen Keimes zusammentritt, zeigt sich Volumenverminderung und Membranlosigkeit der in Neubildung begriffenen Primordialzellen. Und zwar hier in besonders augenfälliger Weise. Die Membranlosigkeit in der Art des Zusammenfliessens der protoplasmatischen Inhaltsmassen der an der Copulation betheiligten Zellen, welches ganz in der Weise erfolgt, wie die Vereinigung zweier Tropfen einer und derselben Flüssigkeit — etwa zweier auf Wasser schwimmender Tropfen fetten Oeles. Die Volumenverminderung in der starken Zusammenziehung auf kleineren sphäroïdischen Raum der in einanderfliessenden Protoplasmamassen, zum Theil schon vor, und in allen Fällen während der Vereinigung.

Bei den meisten Arten von Spirogyra verbinden sich die Zellen copulirender Fäden paarweise durch kurze, gegen einander wachsende, sich berührende und innerhalb der kreisförmigen Berührungsstellen späterhin mit einem Loche sich öffnende seitliche Ausstülpungen der Zellmembran. Der protoplasmatische Inhalt jeder der beiden Zellen löst sich glatt und scharf von der Innenfläche der Zellhaut, auf einen kleineren Raum, zu einer Kugel oder einem Ellipsoid sich zusammenziehend. Darauf entsteht in den Berührungsflächen der Ausstülpungen der Zellhaut die Oeffnung, mittelst welcher die Innenräume beider Zellen in unmittelbare Verbindung treten. Nun wird der Inhalt der abgebenden, männlichen Zelle in den Verbindungskanal der Zellen und nach der Communicationsöffnung hingedrängt. Er gleitet hindurch, eine gestreckte Form annehmend, und vereinigt sich mit dem Inhalt der aufnehmenden (weiblichen) Zelle. Während dieser Verschmelzung findet eine weitere, sehr beträchtliche Verminderung des Volumens der zusammentretenden protoplasmatischen Inhaltsmassen statt. Der Umfang der durch die Vereinigung beider gebildeten Eyspore (Zygospore) übertrifft nicht den Umfang des zum Sphäroïd contrahirten Inhalts der aufnehmenden Zelle[1]). — Diese letztere, beträchtlichste Zusammenziehung des Inhalts der copulirenden Zellen ist allen Conjugaten gemeinsam. Sie ist die einzige, aber sehr bedeutende Contraction desselben bei den meisten übrigen Zygnemaceen[2]); den Desmidieen[3]). Bei Zygnema leiospermum geht ihr in manchen Fällen die Contraction des Inhalts jeder der beiden copulirenden Zellen zu einem Sphäroïd voraus, in anderen nicht[4]). Bei der Mehrzahl der Diatomaceen, deren Copulation einigermaassen vollständig bekannt ist, erfolgt ebenfalls die Zusammenziehung des Inhalts einer jeden der copulirenden Zellen zur sphäroïdischen Form noch vor der Verschmelzung der Inhaltsmassen: so bei Epithemia sorex, Gomphonema curvatum, Achnanthes longipes, Rhabdonema arcuatum[5]); bei Cocconeïs pediculus[6]).

Analoge Vorgänge treten bei der Entwickelung der Sporen mehrerer Laubmoose auf; namentlich derer von Phascum cuspidatum. Eine Ringschicht, eine einfache Lage von Form des Mantels eines an beiden Polen gestutzten Sphäroïds, von Zellen des Inneren der jungen Fruchtkapsel wandelt ihren protoplasmatischen Inhalt durch wiederholte Theilung desselben zu den Sporen um. Die einzelnen polyedrischen Zellen jener Schicht, die Urmutterzellen der Sporen, sind vollständig erfüllt von dickflüssigem, trübem Protoplasma, welches einen kugeligen, lichteren Zellkern umschliesst. Sie theilen sich, durch Zerklüftung ihres protoplasmatischen Inhalts in polyedrische Primordialzellen, und durch Auftreten von festen Scheidewänden zwischen diesen in secundäre Mutterzellen der Sporen. Der protoplasmatische Inhalt einer jeden solchen Zelle ballt sich zu zwei (sehr selten zu vier) kugeligen Massen; er vollzieht eine Contrac-

1) De Bary, Unters. üb. d. Conjugaten, Lpzg. 1858, p. 3. 2) De Bary a. a. O. Tf. 2. 3.

3) Ralfs, Desmidieae Tf. 1—3, p. 16, 24, 27, 30; A. Braun, Verjüngung Tf. 1; Hofmeister, Berichte k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857, p. 18; de Bary, Unters. üb. d. Conjug. p. 47.

4) De Bary, Unters. üb. d. Conjug., p. 11.

5) Smith, british Diatomeae II, Tf. A., 9; C., 245; Achnanthes subsessilis, D., 300: E., 305; Lüders in Bot. Zeit., 1862, Tf. 2, f. 6, a. b. 6) Lüders in Bot. Zeit., 1862, Tf. 2, f. 7, 8.

tion auf kleineren Raum, die von Abschnürung in zwei oder vier Theilhälften begleitet ist. Die so entstehenden kugeligen Primordialzellen (die tertiären Mutterzellen der Spore, in deren jeder vier Sporen gebildet werden) umkleiden sich sofort mit festen Zellhäuten, und liegen nun, als genau kugelförmige oder ellipsoïdische Tochterzellen, völlig frei im Innern der Mutterzelle. Da diese Letzteren, wie eine sehr lange Reihe vergleichender Messungen mich überzeugte, während und nach der Entstehung der (tertiären) Sporenmutterzellen an Grösse nicht zunehmen, so kann die Entstehung dieser freiliegenden kugeligen Zellen nur durch starke Zusammenziehung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle stattgefunden haben, nicht durch Erweiterung des Raumes der Zellhöhle, welchem eine Volumenzunahme des Zelleninhalts nicht entsprach. — Auch die Sporen, deren Form die von Tetraëdern mit sehr abgerundeten Ecken und Kanten ist, liegen zu vieren völlig frei in der Mutterzelle, deren Volumen nach der Sporenbildung das frühere nur wenig oder gar nicht übertrifft. Sie entstehen ebenfalls aus der Zerklüftung des gesammten protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle in vier Portionen, die sich zusammenziehen und mit festen Membranen bekleiden. Die erste Andeutung dieser Theilung ist das Auftreten eines quer durch die Zelle verlaufenden lichten Streifens im trüben Zelleninhalte, welcher zu dieser Zeit den Zellraum noch vollständig ausfüllt; — oder zweier unter rechten Winkeln sich schneidender solcher Streifen. Die Contraction des protoplasmatischen Inhalts erfolgt hier offenbar erst während und nach seiner Theilung in Hälften oder Viertheile. — Ganz die gleichen Erscheinungen zeigt die Bildung der Sporenmutterzellen von Encalypta vulgaris und von Physcomitrium pyriforme, während der Bildungsgang der Sporen der letztgenannten Art dadurch von denen des Phascum cuspidatum abweicht, dass die Sporen innerhalb ihrer Mutterzelle nicht völlig frei in wässeriger Flüssigkeit, sondern zäher Gallerte eingebettet liegen[1]. Bei noch vielen anderen Laubmoosen liegendie Sporenmutterzellen, von sphäroïdischer Form, frei in den Urmutterzellen: so bei Orthotrichum speciosum, Dicranum scoparium u. v. A.[2], bei Archidium phascoïdes[3], zweifelsohne in Folge gleicher Entwickelungsweise.

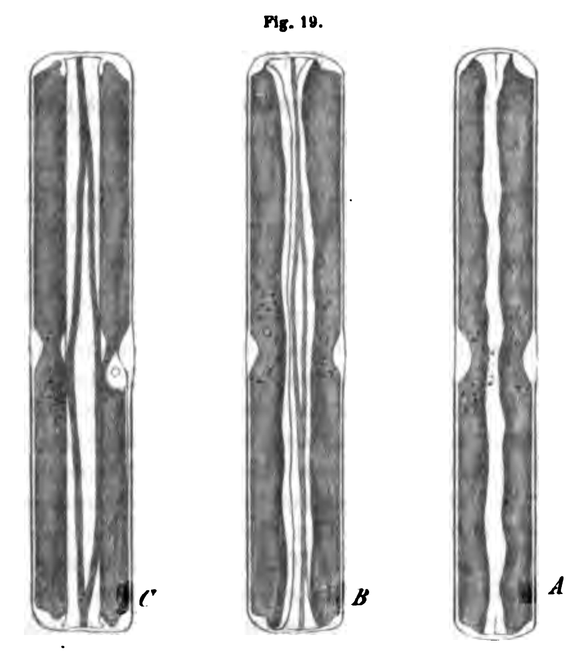
Ein sehr anschauliches Beispiel starker Contraction der zu neuen Primordialzellen sich gestaltenden Theilhälften des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle bietet die Entwickelung der Sporen von Pellia epiphylla. Die Sporenmutterzellen, welche unmittelbar nach Aufhebung des parenchymatischen Verbandes unter einander kugelig werden, entwickeln nach kurzer Frist vier Ausstülpungen der Wand, deren jede in ihrem Mittelpunkte um 120° von den Mittelpunkten der drei übrigen absteht. Die Ausstülpungen sind demnach den Ecken eines innerhalb der Kugel construirten Tetraëders entsprechend geordnet. Diese Ausbauchungen erhalten langgezogene Eyform. In den Kanten, mit welchen die Einmündungen der vier Ausstülpungen in den ursprünglichen Raum der Mutterzelle einander berühren, verdickt sich die Membran der Mutterzelle weit stärker als in ihren übrigen Punkten. Es bilden sich hier sechs nach Innen vorspringende, in Maschen von der Form gleichseitiger sphärischer Dreiecke zu einem Kugelnetze vereinigte, der Innenwand aufgesetzte Leisten. Der Mittelraum, durch welchen die vier Ausbauchungen der Mutterzelle in offener Verbindung stehen, wird dadurch verkleinert. Ziemlich enge stumpf dreieckige Löcher führen von ihm aus in die Aussackungen. Bis hierher erfüllte der von Chlorophyll intensiv grün gefärbte protoplasmatische Inhalt der Zelle gleichmässig Mittelraum und Ausstülpungen. Von jetzt ab aber vertheilen die einzelnen Bestandtheile des Inhalts sich in der Art, dass das grün gefärbte Protoplasma mehr und mehr in die Ausstülpungen wandert, so dass der Mittelraum bald nur noch wasserklare Inhaltsflüssigkeit enthält, das chlorophyllreiche Protoplasma lediglich die vier Ausstülpungen erfüllt. Dabei besteht vorerst noch die offene Verbindung derselben mit dem Mittelraum und unter einander, die dann vollkommen klar hervortritt, wenn beim Liegen der Mutterzelle in Wasser die Membran einer der Ausbauchungen platzt, und ein Theil des Zelleninhalts aus dem Risse hervortritt (ein

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 72—75.
2) Lantzius-Beninga, De evolut. sporidior. in caps. muscor., Gött. 1844.
3) Hofmeister in Sitzungsber. Sächs. Ges. d. Wiss. math. phys. Cl. 1854, p. 93.

sehr häufiger Fall). Dann fliesst aus den unverletzten Ausstülpungen der Zelle Protoplasma mit Chlorophyllkörperchen gemengt in die zerrissene über. — Sehr bald aber erscheint, ganz plötzlich, das grüne Protoplasma jeder Ausstülpung durch eine nach Innen convexe Wand vom tetraëdrischen Mittelpunkte geschieden. Diese Membran umgiebt den ganzen protoplasmatischen Inhalt der Ausstülpung, der Innenwand desselben angeschmiegt, und ist die Anlage der bleibenden Haut je einer Spore[1]).

Aehnlich ist der Hergang bei der vegetativen Zellvermehrung der Naviculeen. Bei dieser Vermehrung theilt sich jede Zelle, den mit eigenthümlicher Oberflächengestaltung versehenen

Fig. 19.



Endflächen (sog. Hauptseiten) parallel in zwei neue. Schickt eine Zelle der Navicula (Pinnularia) viridis dazu sich an, so tritt an ihr eine den Seitenflächen angesetzte, den Endflächen parallele, wenig nach Innen vorspringende Ringleiste auf, welche allmälig nach Innen wachsend, den protoplasmatischen Inhalt der Zelle mit einer Ringfurche einschnürt. Ist die Leiste bis zu etwa seinem Sechstheile des kürzesten Durchmessers der Zelle nach Innen gewachsen, so steht ihre weitere Entwickelung still. Der protoplasmatische Inhalt der Zelle aber zerklüftet sich, indem die der Leiste entsprechende Einschnürung tiefer eindringt und bis zur Abschnürung vorschreitet, in zwei Hälften, deren jede von der Leiste sich zurückzieht und, einer Endfläche dicht angeschmiegt, nach dem Mittelraume der Zelle zu sich scharf abgränzt. Dieser Mittelraum der Zelle enthält nur wässerige Flüssigkeit. Jede der Theilhälften des Inhalts umkleidet sich an ihrer convexen Innenfläche mit einer neuen, rasch in die Dicke wachsenden Membran, welche bald die rippenartigen Vorsprünge der Aussenfläche erhält, die für die End-

Fig. 19. Seitenansicht dreier Zellen der Pinnularia viridis während der vegetativen Vermehrung. *A.* nach Trennung des Endochroms und erster Anlegung des der Innenwand aufgesetzten Ringes. *B.* nach vollendeter Ausbildung dieses Ringes und Contraction des protoplasmatischen Inhalts zu zwei den Endflächen angeschmiegten Primordialzellen. *C.* nach dem Beginn der Umkleidung dieser Primordialzellen mit der Mittelebene der Zelle zugewendeten Membranen.

1) Hofmeister vergl. Unters. p. 20.

flächen der Zellen dieser Art kennzeichnend sind. So haben sich innerhalb der Mutterzelle zwei neue Individuen gebildet, welche durch Zerstörung des sie zusammenhaltenden Mittelstücks der Nebenseiten frei werden[1]). In allen wesentlichen Stücken gleich verlauft die Theilung von Surirella splendens. — In den Pollenmutterzellen von Phajus Wallichii Lindl. zieht sich unmittelbar vor der Tetradenbildung der Zelleninhalt auf etwas kleineren Raum zusammen. Der Raum zwischen der Aussenfläche dieser Primordialzelle und der Innenwand der Mutterzelle ist mit einer durchsichtigen, glashellen, bei Zusatz von Iod körnig werdenden halbflüssigen Substanz erfüllt, an deren Stelle, in wenig weiter entwickelten Antheren, die doppelte Pollenhaut sich findet (S. 109).

§ 15.

Fächerung des Zellraums mit später und plötzlicher Ausbildung der Scheidewände.

Die Zusammenziehung auf beträchtlich kleineren Raum des zu neuen Primordialzellen sich umgestaltenden gesammten protoplasmatischen Inhalts von Pflanzenzellen ist beschränkt auf die der Fortpflanzung dienenden im Vorstehenden aufgeführten Fälle. In der Mehrzahl der Neubildungsvorgänge von Zellen der Pflanzen findet eine Contraction des zu neuen Primordialzellen sich umbildenden Zelleninhalts nur insoweit statt, als nöthig ist, um den Raum für die bei der Vermehrung der Zellenzahl neu auftretenden elastischen Zellhäute zu schaffen. So namentlich bei aller während des vegetativen Wachsthums der Pflanzen eintretenden Zellvermehrung; aber auch in vielen Fällen reproductiver Zellvermehrung: bei der Bildung der Sporen der meisten höheren Kryptogamen, der Pollenzellen der Phanerogamen. Es füllen die neu gebildeten, weiterhin durch feste Scheidewände getrennten Primordialzellen den Raum der Mutterzelle vollständig aus. Die Zellvermehrung erscheint hier als Theilung des Raumes der Mutterzelle: ihr Endergebniss als die Fächerung dieses Raumes durch neu auftretende Scheidewände. Mit sehr wenigen bei einigen Algen einfachsten Baues vorkommenden Ausnahmen zeigt die Beobachtung allerwärts, dass der bildungsfähige Inhalt der in vegetativer Vermehrung begriffenen Zellen in nur zwei primordiale Zellen sich zerklüftet; Zweitheilungen die in den neu gebildeten Zellen nach Bedürfniss oft sich wiederholen. — Bei der Sporen- und Pollenbildung kommt die gleichzeitige Theilung des Inhalts in vier Primordialzellen oft, die in noch mehrere sehr selten vor. Auch hier indess geht der Bildung von vier oder mehr Tochterzellen, und der Bildung der für dieselben bestimmten Zellenkerne, die Neubildung von zunächst nur zwei secundären Kernen der Mutterzelle voraus; häufig noch von anderen Erscheinungen gefolgt, welche die beginnende Zerklüftung des Zelleninhalts in nur zwei Hälften andeuten; wie dem Erscheinen von Platten oder Gürteln, oder Doppelgürteln aus sehr körnchenreichem Protoplasma (S. 84), so dass auch diese Entstehung von mehr als zwei Tochterzellen aus dem Inhalte der Mutterzelle als eine beschleunigte, überstürzte Weiterzerklüftung des Protoplasma sich erweiset, welches zuvörderst in nur zwei Theilhälften sich zu sondern begann.

Die Bildung von mehr als zwei vegetativen Tochterzellen innerhalb einer Mutterzelle findet sich bei einigen Palmellaceen, z. B. bei den Arten von Pleurococcus. Sie giebt sich durch

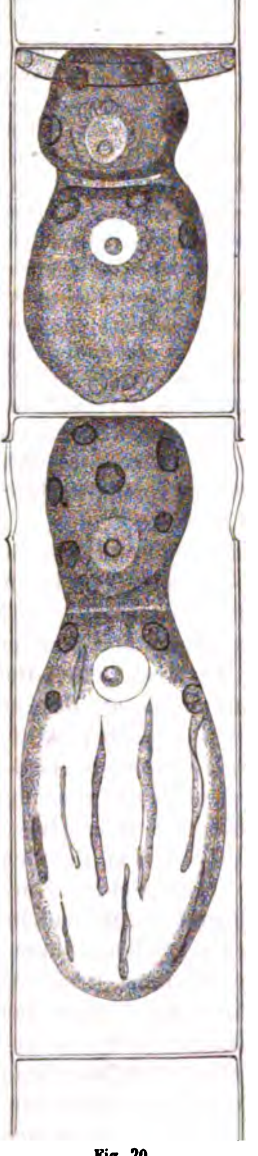
1) Hofmeister, Berichte Sächs. Ges. d. Wiss., math. phys. Cl., 1857, p. 31.

die kugelpyramidale Form der meist in Vierzahl vorhandenen Tochterzellen zu erkennen; eine Form, welche durch wiederholte Zerklüftung des Inhalts in zwei Hälften nicht zu Stande kommen kann, da dann die erstgebildeten zwei Tochterzellen die Gestalt von Halbkugeln, die durch Theilung jeder derselben gebildeten Paare von Tochterzellen diejenigen von Kugelquadranten haben müssten. Bei Pleurococcus viridis kommt die simultane Theilung des Inhalts der Mutterzelle in vier kugelpyramidale Zellen, und die successive in zwei mal zwei, in der ersten Generation halbkugelige, in der zweiten Generation kugelquadrantische Zellen an verschiedenen Individuen der nämlichen Zellenfamilie häufig neben einander vor. — Mehr als zwei vegetative Tochterzellen bilden ferner gewisse Zellen der zu der Familie der Conjugaten gehörigen Fadenalgen der Gruppe der Mesocarpeen; Zellen die dadurch gekennzeichnet sind, dass sie nicht nur eine in der Achse der Zelle liegende Chlorophyllplatte, sondern zwei oder mehrere, durch kurze Unterbrechungen getrennte solche Platten enthalten. Bei der Keimung der Zygosporen von Craterospermum laetevirens z. B. bildet sich in der zu einem cylindrischen Schlauche sich entwickelnden inneren Lamelle der Sporenhaut eine langgestreckte Chlorophyllplatte. Hat die keimende Zelle eine Länge von durchschnittlich 0,2''' erreicht, so zerfällt jene Platte in vier, zu einer Längsreihe geordnete Parthieen. In der Mitte jedes dieser Theilstücke der Platte wird gleichzeitig eine die Zelle quer durchsetzende Scheidewand gebildet; die Zelle theilt sich in 5 Tochterzellen, von denen die beiden terminalen nur eine, die drei mittleren je zwei Chlorophyllplatten enthalten. Fernere Zelltheilungen gehen stets so vor sich, dass die Abschnürungsebene des quer sich theilenden protoplasmatischen Inhalts einer in Vermehrung begriffenen Zelle eine Chlorophyllplatte halbirt. Zellen mit zwei Chlorophyllplatten theilen sich simultan in drei Zellen, deren mittelste zwei Chlorophyllplatten enthält die übrigen nur eine. So mehrt sich im Laufe der vegetativen Entwickelung rasch die Zahl der nur eine Chlorophyllplatte enthaltenden, je zwei Tochterzellen bildenden Zellen[1].

Vollzieht sich die Trennung des protoplasmatischen Inhalts einer Mutterzelle in mehre Theilhälften, welche den Raum der Mutterzelle völlig ausfüllen, bevor die neu gebildeten Primordialzellen feste, elastische Scheidewände erhalten, da ist überall, soweit die Erfahrung reicht, die Adhäsion dieser Primordialzellen an einander stärker, als die Adhäsion derselben an der Wand der Mutterzelle. Die Sonderung des Zellinhalts tritt zunächst nur in der Erscheinung hervor, dass er von Platten hyalinen Protoplasma's durchsetzt und in so viele Portionen zerklüftet ist, als Primordialzellen sich gebildet haben und als Scheidewände aus elastischem Zellhautstoff weiterhin sich bilden werden. Der Verlauf der Platten aus hyalinem Protoplasma entspricht dem der künftigen festen Scheidewände. Diese Platten aus durchscheinendem, körnchenlosem, stärker lichtbrechendem, sichtlich dichterem Protoplasma stellen sich als nach Innen hin vorspringende Fortsetzungen der peripherischen Hautschicht des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzelle dar. Sie erscheinen homogen, auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel, nicht aus zwei Lamellen zusammengesetzt. Gleichwohl müssen sie als die Berührungsflächen je zweier peripherischer Hautschichten des Protoplasma zweier neu gebildeter Primordialzellen betrachtet werden, da bei weiterer Entwickelung in der Mittelfläche jeder solchen Platte eine feste Zellstoffmembran sichtbar wird, die beiderseits von je einer Hautschicht eines Zelleninhalts begränzt ist. — Die anscheinende Homogeneität der Protoplasmaplatten erklärt sich aus der innigen Apposition zweier Lamellen gleichen Lichtbrechungsvermögens. Die Identität der Substanz beider Lamellen bedingt das feste Aneinanderhaften derselben. Durch kein bekanntes Mittel kann der Zusammenhang zwischen ihnen aufge-

[1] De Bary, Conjugaten, p. 17.

hoben werden. Wird der zu primordialen Zellen zerklüftete Inhalt einer solchen Mutterzelle durch Anwendung wasserentziehender Mittel zur Contraction gebracht, so zieht sich derselbe von der Innenfläche der Mutterzellhaut zurück, eine zusammenhängende Masse bildend. Diese zeigt aber ganz in der Regel, den Durchschnittslinien der sie durchsetzenden hyalinen Protoplasmaplatten mit ihrer Aussenfläche entlang verlaufende, mehr oder weniger tiefe Einschnürungen. Sie erhält ein gelapptes Aussehen. Vor der Zusammenziehung war der Umriss der Gruppe von Primordialzellen glatt, von den Einkerbungen war keine Spur vorhanden. Es ist selbstverständlich, dass die Einschnürungen nur dadurch zu Stande kommen können, dass an den Orten ihrer Entstehung die Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhalts dehnbarer ist, als an den übrigen Stellen ihrer Fläche. Der Augenschein zeigt ferner, dass die Ausdehnung der zwischen zwei Einschnürungen gelegenen Aussenfläche jeder Protoplasmaportion im Vergleich zu dem Zustande vor der Zusammenziehung nur wenig verringert ist; dass dagegen die Summe der Aussenflächen der Prominenzen und der Furchen der eingekerbten gesammten zerklüfteten Inhaltsmasse der Mutterzelle in vielen Fällen grösser ist, als die Flächenausdehnung ihrer Innenwand (vergl. Fig. 21, S. 106). Hieraus folgt mit Nothwendigkeit, dass die Zunahme der Oberfläche des gefurchten Inhalts durch theilweise Spaltung der denselben durchsetzenden Protoplasmaplatte entstand. Bei der Zusammenziehung des Inhalts wurde jede der Doppellamellen aus sich innig berührenden Hautschichten je zweier primordialer Zellen in ihrem der Mutterzellmembran nächsten Theile in die zwei, sie zusammensetzenden Platten gespalten.


Fig. 20.

Dieses Verhalten der primordialen Tochterzellen zeigen unter den Fadenalgen in anschaulicher Weise die Oedogonieen. Das erste Anzeichen bevorstehender vegetativer Vermehrung (Zweitheilung) einer der cylindrischen Zellen des Fadens von Oedogonium ist die Anhäufung der Inhaltskörper des Protoplasma, insbesondere des Chlorophylls, in dem oberen, dem wurzelnden Hinterende des Fadens abgewendeten Ende der Zelle. Darauf tritt hier, nahe unter der Scheidewand, welche die Zelle von der nächsthöheren Zelle des Fadens trennt, eine ringförmige Masse aus glasartig durchsichtiger, halbfester, zähe gallertartiger Substanz auf. Dieser Ring ist, der Scheitelfläche der Zelle parallel, der Seitenwand derselben dicht angeschmiegt. Sein Durchschnitt senkrecht

Fig. 20. Optischer Durchschnitt zweier in Theilung begriffener Zellen des Oedogonium gemelliparum Pringsh., deren Inhalt durch Lösung von kohlensaurem Ammoniak contrahirt ist, die obere vor dem Aufbrechen der Mutterzellhaut, die untere bald nach demselben. In der oberen Zelle ist der Verlauf der einen Hälfte des Ringes aus Zellhautstoff perspektivisch angedeutet.

auf die Seitenwand der Zelle ist nahezu kreisförmig; zunächst von sehr geringem Umfang, weiterhin zunehmend und dann elliptisch werdend. Er berührt die Seitenfläche der Zelle nur mit einer schmalen Zone seines Umfanges. Nachdem er ein bestimmtes, für die einzelnen Species der Gattung Oedogonium sehr verschiedenes Maass der Ausbildung erlangt hat, werden die Umrisse des dem Wandbeleg der Zelle aus Protoplasma oberhalb der Mitte seitlich eingelagerten Zellenkerns immer undeutlicher, seine Masse erscheint in einen, in die Länge gezogenen, nicht scharf begränzten Ballen umgewandelt. Gleich darauf werden an der bisherigen Lagerungsstätte des Kerns zwei neue Zellkerne sichtbar; gleich dem primären von Form einer planconvexen Linse. Gleichzeitig wird der Inhalt der Zelle durch eine, zwischen den beiden neuen Kernen senkrecht zur Zellenachse verlaufende Platte aus durchsichtigem, fast farblosem (schwach gelblichen) Protoplasma in eine kleinere obere und grössere untere Hälfte gesondert. Diese Platte wird allmälig, von der Peripherie des Zelleninhalts zur Achse vorschreitend, ausgebildet. Beim ersten Sichtbarwerden derselben an grösseren Oedogonienformen zieht sich durch ihre Mitte ein Strang des Systems nach verschiedenen Richtungen geneigter chlorophyllgefärbter Protoplasmaplatten, welche — polygonale Hohlräume einschliessend — den Mittelraum der Zellen durchsetzen. Bringt man den protoplasmatischen Zelleninhalt auf dieser Entwickelungsstufe zur Contraction, so verschwindet die ringförmige Anlage der Platte unter den Augen des Beobachters, in die Hautschicht des Zelleninhalts sich zurückziehend[1]). Nach vollständiger Ausbildung besitzt die Platte membranähnliche Consistenz, gleich der Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhalts. Wird jetzt, nachdem die Platte das ganze Lumen der Zelle quer durchsetzt, das Volumen des protoplasmatischen Inhalts durch wasserentziehende Mittel verkleinert, so wird die Platte — in Folge ungleicher Verminderung der beiden Hälften, in welche sie den Zellinhalt trennt — bauchig aufgetrieben; meist nach der unteren, inhaltsärmeren, wasserreicheren Hälfte der Zelle hin, welche bei Wasserentziehung relativ mehr Wasser, mehr Substanz verliert. Dabei erscheint gewöhnlich (doch nicht immer) die Platte ringsum von einer seichten, auf ein Viertel bis auf die Hälfte des Halbmessers des contrahirten Zelleninhalts eindringenden Ringfurche eingeschnürt. — Dies ist der Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus den innig aneinandergeschmiegten Hautschichten der beiden primordialen Tochterzellen, in welche nach der Verdoppelung der Zellenkerne der protoplasmatische Inhalt der Mutterzelle sich zerklüftete. Es lässt sich diese Zusammensetzung direct nicht beobachten; die Trennungsschicht der beiden Primordialzellen erscheint, soweit sie einander dicht berühren, jetzt und noch geraume Zeit als einfache, gleichartige Platte.

Während der Ausbildung der Trennungsschicht entfernen sich die Kerne der beiden Tochterzellen jederseits von derselben; derjenige der oberen rascher. Hat dieser etwa die Mitte seiner Zelle erreicht, so berstete die Haut der Mutterzelle genau in der Mittellinie der schmalen Zone, in welcher der Ring aus halbfester Substanz ihr angeschmiegt ist, mit scharfem Querrisse; zunächst einseitig, so dass bei der sofort beginnenden Längsstreckung der oberen Primordialzelle der Zellfaden an dieser Stelle umklappt. Die spaltenförmige Oeffnung wird durch Längsdehnung der von Innen her ihr angelagerten ringförmigen Masse verschlossen gehalten. Bald greift der Riss rings um die Zelle. Die Streckung des Inhalts und der den Riss verschliessenden Masse holt an den letzten Rissstellen die an den früher entstandenen vorausgeeilte ein, und die Achse des Fadens wird wieder gerade gerichtet. Bei dieser Dehnung wird die ringförmige Anhäufung aus halbfester Substanz, die ober- und unterhalb des Ringrisses der Mutterzellhaut der Innenfläche desselben in einem äusserst schmalen Quergürtel fest anhaftet, durch einen von aussen her eindringenden Spalt bis zu einer mässigen Tiefe in zwei Platten zerklüftet, so dass sie wie eine dicke, gefaltete Membran erscheint; und dann in die Länge gezogen, wie ein Stück Teig. So wird sie in ein cylindrisches Membranstück verwandelt, welches zwischen die beiden Hälften der Mutterzellhaut — die obere, kleine, kappenförmige, und die untere, grössere, scheidenförmige, eingeschaltet ist, und die Aussenfläche des neu hinzugekommenen, von der oberen Tochterzelle eingenommenen Stückes des Zellen-

1) Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bild. der Pflanzenzelle, p. 39.

fadens darstellt. Nach der Ausgleichung der durch zunächst einseitiges Einreissen der Mutterzellhaut hervorgerufenen Knickung der Zellenachse beginnt die untere primordiale Tochterzelle ein Längenwachsthum, während das der oberen vorerst still steht. Die sich streckende untere Zelle hebt die obere aus dem scheidenförmigen Zellhautstücke empor. Bis die Trennungsfläche beider Primordialzellen über den Rand der Scheide emporgehoben wurde, bleiben die Aussenflächen beider durchweges im Zustande der Hautschicht einer Protoplasmamasse. Bei Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln ziehen sich beide Zellen, aneinander haftend, in ihrer Totalität zusammen. Erst nachdem die Trennungsfläche beider eine kurze Strecke über den oberen Rand des Scheidentheils der Mutterzellhaut hervortrat, wird zwischen die beiden Lamellen der Berührungsfläche der Tochterzellen eine Scheidewand aus festem, elastischem Stoffe sichtbar. Diese Scheidewand ist dem unteren Ende des neu eingeschalteten, die obere Tochterzelle umhüllenden cylindrischen Membranstücks im rechten Winkel angesetzt. Ihre Ausbildung geschieht von der Peripherie zur Achse der Zelle allmälig, wenn auch sehr rasch vorschreitend. Wird unmittelbar nach dem Hervortreten der Trennungsfläche der Tochterzellen über den Rand der Scheide der Zelleninhalt contrahirt, so haften beide Primordialzellen in der axilen Gegend der Zelle noch aneinander, die Scheidewand hat die Form einer durchlöcherten Scheibe. Binnen kaum einer Minute wird sie aber zu einem vollständigen, geschlossenen Diaphragma. Der ganze Process der Zellenvermehrung verläuft schnell. Vom ersten Sichtbarwerden des Ringes bis zum Aufreissen der Membran der Mutterzelle verstreichen bei warmer Witterung nur etwa 2 Stunden; von da bis zur völligen Ausbildung der Scheidewand 5—15 Minuten. — Mit dem Hervortreten aus dem Scheidentheil der Mutterzellmembran ist das Wachsthum der unteren Tochterzelle in allen Fällen vollständig beendet. Das der oberen, zunächst noch kurzen, dauert unter allmäligem Dünnerwerden des neu eingeschalteten Membranstücks noch fort, bis die Zelle etwa die Länge, und ihre Membran die Dünnheit, derer der unteren Tochterzelle erreicht hat. Jede obere Tochterzelle einer Oedogoniumzelle zeigt an ihrem oberen Ende mindestens eine der kappenförmigen kleineren Hälften der Mutterzellhaut; jede untere Tochterzelle ist dicht unter dem obern Ende von dem Rande mindestens einer der scheidenförmigen grösseren unteren Hälften der Mutterzellhaut umsäumt. Wenn eine obere Tochterzelle zur neuen Vermehrung sich anschickt, so wird der Zellstoffring nahe unter der unteren Gränze des Saumes der Kappe der Innenfläche der Zellhaut angelagert; beim Herannahen einer neuen Theilung einer unteren Zelle nahe über dem Saume der Scheide. Da die Anlagerungsstelle des Zellstoffringes für den Ort des Aufspringens der Mutterzellhaut maassgebend ist, so wird bei jeder Theilung einer oberen Tochterzelle ein neues Kappenstück dem unteren Rande der bereits vorhandenen Kappen angesetzt; bei jeder Theilung einer unteren Tochterzelle ein neues sehr kurzes Scheidenstück dem oberen Rande der Scheide angefügt. Bei jeder fernern Wiederholung der Theilungen tritt das Gleiche ein; und so erscheint das obere Ende vieler Oedogonienzellen von einem System paralleler Ringe umsäumt, die im Profil gesehen nach oben von convexem, nach unten von planem Umriss sind, und in der Aufeinanderfolge von oben nach unten gleich den Zähnen eines Sägeblattes über einander vergreifen: dies sind die Systeme aneinander geschlossener Kappenstücke. Oder die Zelle ist, nahe unter ihrem oberen Ende, von Ringen umgeben, die das umgekehrte Verhältniss einhalten: die Systeme aneinander gefügter Scheidenstücke. Das erstere Verhältniss ist selbstverständlich die Regel namentlich für die oberen Endzellen der am Hinterende angewachsenen Fäden. — Die Kraft, welche die Haut der Mutterzelle sprengt und die ringförmige Anhäufung halbweichen Zellhautstoffes zu einem cylindrischen Membranstücke dehnt, ist die endosmotische Spannung des Zelleninhalts. Die Anhäufung halbweichen Membranenstoffs verhält sich dabei passiv. Dies geht augenscheinlich daraus hervor, dass unter Umständen — bei besonderem Reichthume der oberen Primordialzelle an bildungs- und quellungsfähigen Inhaltstoffe — das nach dem Bersten der Mutterzellhaut neu eingeschaltete Membranstück bauchig aufgetrieben wird: die einzige Weise, auf welche eine Zunahme des Durchmessers vegetativer Zellen der Oedogonienfäden zu Stande kommt. Vermehrt sich die aufgeblähete Zelle durch fernere vegetative Zweitheilungen, so wird ein dickeres Fadenstück zwischen die zuvor angelegten dünneren einge-

schoben. Starke bauchige Anschwellung der oberen Tochterzelle ist Regel bei der Bildung der keimbereitenden, der geschlechtlichen Fortpflanzung dienenden Zellen, den Oogonien, der meisten Arten der Gattung. Die Vorgänge bei der Anlegung der Fortpflanzungszelle weicht ausserdem in nichts Wesentlichem von denen der vegetativen ab[1]; das Gleiche gilt vor der Vermehrung der Zellen der mit Oedogonien nahe verwandten Gattung Bulbochaete[2].

Die Schwärmsporen der einen Haupteintheilung der Algenfamilie der Volvocinen schwärmen in familienweiser Vereinigung. Hier erfolgt die Bildung sämmtlicher Zellen einer schwärmenden Familie durch successive Zweitheilung des bildungsfähigen Inhalts der Mutterzelle. Die so gebildeten Primordialzellen — bei den verschiedenen Formen von sehr verschiedener Zahl, — bleiben innerhalb der Mutterzelle nackt, bis zur Erreichung der Vollzahl der Zellen der Familie, und bekleiden sich dann simultan mit elastischen Zellhäuten (welche an den Stellen, wo die Zellen die bewegenden Wimpern tragen, für deren Durchgang Löcher haben).

Auch bei einigen Zellenvermehrungsvorgängen von Pflanzen zusammengesetztesten Baues ist mit Sicherheit beobachtet, dass der protoplasmatische Inhalt der zur Theilung sich anschickenden Zelle bei Zusammenziehung durch Wasserverlust tief einschneidende Furchen der Aussenfläche zeigt, deren Verlauf demjenigen der künftigen Scheidewände aus festem, elastischem Zellhautstoffe entspricht. Von diesen Scheidewänden ist aber zu dieser Zeit noch keine Spur vorhanden.

Ein der Bildung neuer schwärmender Familien von Volvocinen vollkommen analoger

---

1) Eine Reihe von Arten bildet die Umgebung der Eingangsöffnung in das Oogonium zu einem eigenthümlichen Organe aus, dem Befruchtungsschlauche Pringsheims. Der Entwickelungsgang ist controvers; vergl. Pringsheim, Jahrb. 1, 30; de Bary in Bot. Zeit. 1858, Beil. 82. — Ich konnte ein eigenes Urtheil mir nicht bilden, in der Umgebung meines Wohnortes wurden bis jetzt keine solchen Arten gefunden.

2) Der Entdecker der eigenthümlichen Art der Zellvermehrung der Oedogonien, Pringsheim, ist zu einer Auffassung der Thatsachen gelangt, welche von der im Vorstehenden gegebenen in wesentlichen Punkten abweicht (Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bildung d. Pflanzenzelle, p. 34; dessen Jahrbücher, 1, p. 12). Die Hautschicht der beiden Primordialzellen nimmt er für die in der Jugend weicher, bei Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln in derselben Weise und in demselben Maasse, wie der protoplasmatische Zelleninhalt ihr Volumen verringernden, weiterhin erst erhärtenden Membranen der Tochterzellen. Der Zellstoffring für die Anlage einer besonderen, von der eigentlichen, sehr dünnen Zellhaut verschiedenen Hülle der oberen Tochterzelle, welche die bleibende Hülle anderer Conferven vertrete. — Bei Feststellung der relativen Unterschiede zwischen der Hautschicht einer Protoplasmamasse und einer Zellmembran ist für mich der höhere Grad der Festigkeit und Elasticität dieser maassgebend; eine Differenz, die vor Allem darin ihren Ausdruck findet, dass bei Contraction protoplasmatischen Zelleninhalts durch wasserentziehende Mittel dieser an Volumen weit mehr abnimmt, als die Zellmembran, und in Folge davon von der Zellhaut sich zurückzieht, welcher er bis dahin angeschmiegt war. Einschneidender als diese Abweichung des Ausdruckes Pringsheims von dem meinigen ist diejenige unserer Auffassung der Bedeutung des Zellstoffringes. Ich kenne keine Thatsache, welche nöthigte oder auch nur gestattete, ihn und das aus seiner Dehnung hervorgehende hohlcylindrische Membranstück für ein von der eigentlichen Zellhaut der oberen Tochterzelle verschiedenes Gebilde zu erklären. Es erscheint mir als naturgemässe Auffassung des Vorganges bei der Zellhautbildung der Tochterzellen die Annahme, dass neue Membran nur an den Stellen gebildet wird, wo sie nöthig ist: als Scheidewand, welche die beiden Tochterzellen trennt, und als seitliche Umhüllung der oberen Tochterzellen. In der Negation jener Deutung Pringsheims begegnen sich alle Forscher, die seither den Gegenstand erörterten: v. Mohl (Bot. Zeit. 1855, p. 689), de Bary (dieselbe, 1858, Beil. 80). Von dem letztgenannten wird aber der Zellstoffring als Faltung der innersten Lamelle der Mutterzellhaut betrachtet: eine Anschauung, die mir unvereinbar damit scheint, dass bei Quellung derselben in Kupferoxydammoniak die Anschwellung sich auf den Ring beschränkt, nicht auf die Innenfläche der Zellhaut sich fortsetzt, und dass in Zellen, welche oft wiederholt sich theilen, die Seiten- und Endfläche nicht merklich dicker sind, als in ausgewachsenen, noch nicht getheilten Zellen (§ 21).

Vorgang findet statt bei der Entwickelung des befruchteten Keimbläschens einiger Phanerogamen zum Vorkeim und jungen Embryo: Lupinus hirsutus, L. mutabilis v. Cruikshanksii, Mirabilis Jalapa. Die Hautschichten der Primordialzellen des vielzelligen Vorkeims widerstehen minder der Einwirkung des Wassers, als die des unbefruchteten Keimbläschens. Aehnlich Tropaeolum majus, wo am unbefruchteten Keimbläschen, bisweilen wenigstens, elastische Zellhaut nachgewiesen werden kann. Diese erinnert an die Erweichung im Frühling der im Winter festen und messbar dicken Zellhaut der unbefruchteten Keimbläschen von Crocus und Viscum.


Fig. 21.

Lässt man Antheren der Arten von Iris mit gebarteten Perigonialblättern, wie I. pumila, germanica, florentina u. s. w., in denen die Pollenmutterzellen unmittelbar vor dem Zeitpunkte der Theilung in so viele Tochterzellen stehen, als Pollenzellen in jeder Mutterzelle sich bilden sollen — lässt man solche Antheren eine kurze Zeit (etwa ½ Stunde lang) abwelken, so erscheint der protoplasmatische Inhalt der Mutterzellen, sofort nachdem sie in Wasser gebracht wurden, schwach zusammengezogen, von der Innenfläche der Wand entfernt. In solchen Zellen, welche bereits in Theilung begriffen sind, ist die Oberfläche des contrahirten Inhalts gefurcht. Die Inhaltsmasse hat so viele Protuberanzen, als Tochterzellen in der Mutterzelle entstehen werden; in der Regel mehr als vier, und die einzelnen von sehr ungleicher Grösse. Im Innern jeder der Hervorragungen befindet sich ein secundärer Zellenkern. Die Richtung der Furchen ist rechtwinklig zu der Verbindungslinie der Zellenkerne der Protuberanzen, welche durch die Furchen getrennt werden. Die Innenwand der Mutterzelle ist völlig glatt; ihr aufgesetzte Leisten aus Membranenstoff, welche etwa in die Furchen des contrahirten Zelleninhalts hineinragten, sind auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel nicht zu erkennen (fig. 21). Es ist klar, dass hier die beginnende Abschnürung des Zelleninhalts zu einer Anzahl secundärer Primordialzellen noch nicht von sofortiger Bildung fester Zellhäute an den Aussenflächen der sich sondernden In-

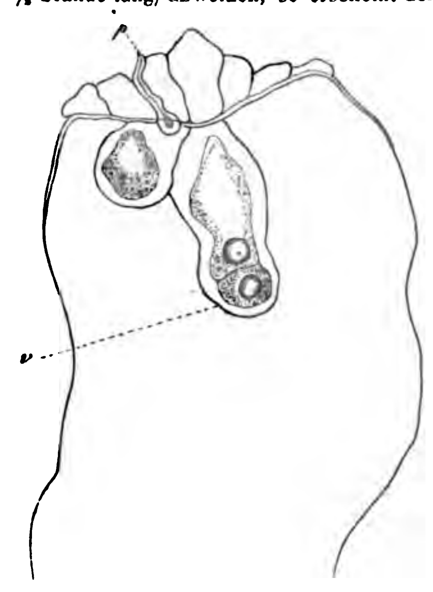


Fig. 22.

Fig. 21. Pollenmutterzelle der Iris pumila, unmittelbar vor der Bildung der festen Wände der Specialmutterzellen, aus einer etwas gewelkten Knospe genommen und in der Inhaltsflüssigkeit des Antherenfaches liegend. Der protoplasmatische Inhalt ist etwas contrahirt und zeigt Furchen der Aussenfläche. Zwischen je zweien der (in der Zahl 8 vorhandenen) für die Specialmutterzellen bestimmten Zellenkerne verlauft eine solche Furche.

Fig. 22. Optischer Durchschnitt des oberen Theiles eines vor Kurzem befruchteten Embryosackes von Leucojum vernum. Der Pollenschlauch *p* stülpt die Scheitelfläche des Embryosackes schwach ein. Der protoplasmatische Zelleninhalt der Keimbläschen ist durch verdünnte Glycerinlösung zum Schrumpfen gebracht. In den gestreckten befruchteten Keimbläschen *v* ist dieser Inhalt in zwei Hälften zerklüftet, deren jede einen Zellenkern enthält, und die nicht durch eine feste Membran, oder die ringförmige Anlage einer solchen getrennt sind.

haltsmassen begleitet ist[1]). Aehnliche Erscheinungen gehen der ersten Zelltheilung — beständig einer Quertheilung — der befruchteten Keimbläschen einiger Amaryllideen und Liliaceen voraus. Wird ein Präparat, welches ein befruchtetes, bereits in die Länge gestrecktes und zwei Zellenkerne enthaltendes Keimbläschen von Leucojum vernum, Puschkinia scilloïdes, Veltheimia viridiflora klar überblicken lässt, mit einer indifferenten Lösung (verdünnter von Glycerin oder kohlensaurem Ammoniak) behandelt, so zieht sich der Inhalt meistens in Form zweier geschlossener aneinander haftender Primordialzellen von der Zellhaut zurück, ohne dass zwischen den beiden Primordialzellen auch nur die Spur einer sie trennenden Scheidewand wahrzunehmen wäre[2]).

§ 16.

Zelltheilung mit gleichzeitiger Ausbildung der Scheidewände.

Die Substanz, welche der zu einer neuen Primordialzelle sich zusammenziehende Inhalt oder Inhaltstheil einer Mutterzelle einbüssen muss, um seine Volumenverminderung zu ermöglichen (S. 86), ist in vielen Fällen nachweislich Wasser. In anderen ist es ein dünnflüssiger Schleim, in anderen eine zähere Gallerte, in noch anderen eine Schicht eines halbfesten Körpers zäher Beschaffenheit, welche in kürzester Frist zu einer elastischen, festen Haut sich umwandelt. So liegt eine Reihe schrittweiser Uebergänge vor, von der, die Ballung neuer Primordialzellen begleitenden und vermittelnden Ausscheidung reinen Wassers aus der Masse derselben zur Aussonderung fester, gleich beim ersten Sichtbarwerden elastischer und der Einwirkung in Wasser dauernd widerstehender Membranen aus der Aussenfläche der sich individualisirenden Primordialzellen. Wo die Ausscheidung solcher Membransubstanz in der Trennungsfläche der Theilhälften eines, zu mehreren Primordialzellen sich abschnürenden protoplasmatischen Zelleninhalts die, von der Peripherie nach dem Centrum vorschreitende, Sonderung Schritt vor Schritt begleitet, da wird die neu sich bildende Scheidewand als eine der Innenfläche der Mutterzellhaut aufgesetzte schmale Leiste sichtbar, die allmälig an Breite zunimmt, bis sie endlich den Zellraum durchsetzt.

Bei Abrundung des protoplasmatischen Inhalts des Oogonium von Vaucheria sessilis zum Keimbläschen werden Tropfen farblosen Schleimes aus der Mündung des sich öffnenden Oogonium ausgestossen[3]). Bei Oedogonium ciliatum Hass. häuft sich um den, zum Keimbläschen sich ballenden Theil des protoplasmatischen Inhalts des Oogonium eine Schicht flüssig-schleimigen, etwas körnigen Stoffes. Der zu den primordialen Sporen sich contrahirende, getheilte Inhalt der Sporenmutterzellen von Physcomitrium pyriforme ist zähem, glashellen Schleime eingebettet (S. 98). In weitester Verbreitung tritt bei der Bildung von Schwärmsporen in deren nächster Umgebung, innerhalb der Mutterzelle, die Anhäufung einer schleimig-flüssigen, durch-

1) Hofmeister, Abh. Sächs. Ges. d. Wiss., 7, p. 637. Nägeli beschreibt als verbreitete Erscheinung bei Bildung der Specialmutterzellen des Pollens von Monokotyledonen, dass der getheilte Inhalt in Form mit anliegenden Wänden sich berührender besonderer (primordialer) Zellen hervortrete, wenn durch Endosmose von Wasser die Mutterzelle sich erweitere, und bildet einen solchen Fall von Lilium und Bryonia ab (Nägeli, Entw. d. Pollens, 12). Kein späterer Beobachter hat diese Angaben zu bestätigen vermocht, und Nägeli selbst hat später den Hergang in anderer Weise erklärt: der Zellraum vergrössere sich durch Aufquellen der Zellhaut, und dabei reissen die Scheidewände von der Innenfläche desselben ab. (Zeitschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, p. 314). 2) Hofmeister a. a. O., p. 696.

3) Pringsheim, Monatsber. Berlin. Akad. 1855, März, S. 8 des Aufs.; fig. 6—8 der Tafel.

sichtigen, sehr hygroskopischen Substanz auf. Die Anschwellung dieser Substanz durch Wasseraufnahme ist es, welche aus der geöffneten Mutterzelle die Sporen ausstösst, langsam nach der Oeffnung hin sie vor sich herschiebend. Diese Substanz ist dünnflüssig, vertheilt sich rasch im Wasser, und ist nur bei sorgfältigster Regulirung schräg einfallender Beleuchtung unter dem Mikroskope wahrnehmbar z. B. bei Saprolegnia[1]; Vaucheria, Cladophora, Stigeoclonium. Sie ist dickflüssiger, und hält die Sporen vor der Oeffnung eine Zeit lang zusammen in den Mikrogonidien erzeugenden Zellen von Hydrodictyon utriculatum[2]), Ulothrix rorida, Ectocarpus firmus, Haligenia bullosa[3]). Bei den Oedogonien und Bulbochaeten sieht man, wenn die Schwärmspore etwa mit der halben Körperlänge aus der aufklappenden Haut ihrer Mutterzelle hervorgetreten ist, eine dünne, scharf umschriebene Membran von ihrem ausgetretenen Theile (so bei den Oedogonien bei Bulbochaete setigera) oder von ihrem ganzen Umfange (so bei Bulbochaete crassa) plötzlich sich abheben. Diese Membran wird zu einer, zunächst der Spore ziemlich eng anliegenden, bald aber sich durch Aufquellen erweiternden Blase, die endlich, mehr und mehr zu Gallerte aufschwellend, der Schwärmspore den Durchgang gestattet. Vor dem Aufbrechen ist innerhalb der Membran der Mutterzelle durch kein Mittel diese Blase von der Aussenfläche der Schwärmspore abtrennbar. Sie ist also noch von weicher Beschaffenheit, erhärtet erst während des Austrittes[4]).

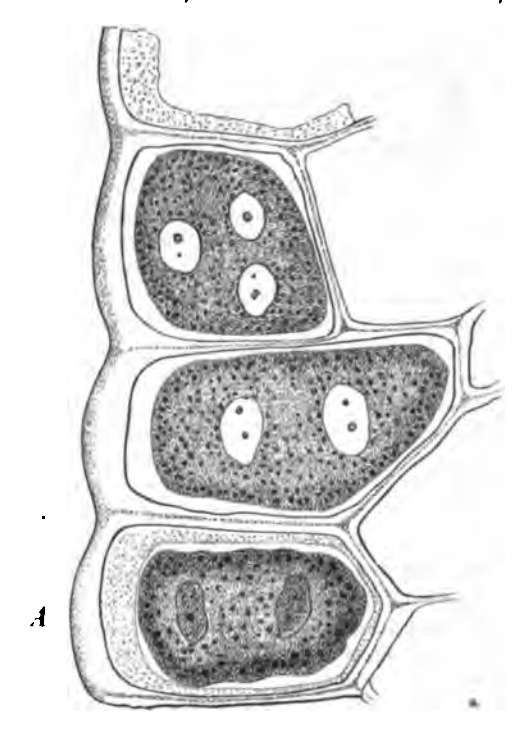
Die Entwickelung der zusammengesetzten Pollenkörner, welche vielen Phanerogamen zukommen (z. B. Acacien, Orchideen, vielen Ericaceen und Verwandten) geschieht allgemein in der Art, dass der Inhalt einer Pollenmutterzelle vor Eintritt oder doch vor Beendigung der Zerklüftung in eine Anzahl von Primordialzellen, im Ganzen auf einen kleineren Raum sich zusammenzieht, und mit einer neuen, der Innenfläche der Mutterzellhaut nicht adhärirenden Membran sich umkleidet, worauf in der neugebildeten einzigen Zelle die Zerklüftung in parenchymatisch vereinigte Zellen erfolgt. Die neue Membran des zusammengesetzten Pollenkorns wird in einigen Fällen nachweislich in halbflüssiger Form ausgeschieden. So bei der Bildung der Pollentetraden, der Orchidee Phajus Wallichii Lindl. — Die Pollenmutterzellen desselben bleiben, wie bei der grossen Mehrzahl der Orchideen, bis nach vollendeter Bildung der Vierlings-Pollenkörner zu einem die Antherenfächer ausfüllenden fest verbundenen Gewebe polyëdrischer Zellen vereinigt. Die freien Aussenwände der Zellen der Aussenflächen dieser Gewebemassen verdicken sich zeitig sehr beträchtlich. An den Seitenwänden derselben Zellen nimmt die Verdickung nach Innen zu ab. Die Zellwände des Innern sind nur mässig verdickt. Die verdickten Wände bestehen aus einer äusseren schmalen Schicht stärkeren, einer breiteren inneren geringeren Lichtbrechungsvermögens. Nach Auftreten der zwei secundären oder vier tertiären Kerne dieser Zellen erscheint, ohne dass die Zellen an Grösse zunahmen, die Zahl der Schichten der Wand sehr plötzlich um eine innere Schicht vermehrt, die an den dickeren Stellen der Wand breiter, an den dünneren schmäler ist. Im frischen Zustande, bei Untersuchung dünnerer Durchschnitte in Wasser, ist diese Schicht von glasheller Durchsichtigkeit (Fig. 23. *A*, die beiden oberen intacten Zellen). Mit Iodwasser oder mit Chlorzinkiod behandelt färbt sie sich gelblich und nimmt ein körniges Aussehen an, während die äusseren Schichten der Wand durchsichtig und im ersten Falle farblos bleiben, im zweiten sich bläuen die innerste Schicht (Fig. 23, die untere Zelle). An angeschnittenen Zellen, deren Inhalt ausgeflossen ist, erhält sie sich kurze Zeit (Fig. 23, oberste Zelle), weiterhin vertheilt sie sich in dem das Präparat umgebenden Wasser. — In den nächst älteren Knospen findet sich an der Stelle dieser Schicht die feste, bleibende Membran der Pollentetrade; noch sehr dünn, aber gleich bei dem Uebergange aus dem halbfesten in den starren Zustand aus zwei Lamellen, Exine und Intine, zusammengesetzt, deren äussere da dicker ist, wo jene halbflüssige Schicht am breitesten war[5]).

---

1) Dutrochet, Mémoires, ed. Paris, 1, p. 3.
2) Cohn in N. A. A. C. C. L., 24, 1, Tf. 19, fig. 11.
3) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér., Bot., 14, Tf. 18, fig. 4, Tf. 24, fig. 6, Tf. 30, fig. 7.
4) Pringsheim in dessen Jahrbüchern, 1, p. 28.
5) Fig. 23, *B*; — Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 7, p. 649.

Die von der ihr Volumen verringernden protoplasmatischen Inhaltsmasse ausgestossene Substanz adhärirt hier somit stärker der Innenfläche der Zellhaut, als der Hautschicht des Inhaltes[1]).

Die Ausscheidung einer Schicht von Substanz aus dem in Volumenverringerung begriffenen Inhalt einer Zelle, welche fester an der Innenfläche der Zellhaut haftet als an der Aussenfläche des protoplasmatischen Inhaltes, stellt den unmittelbaren Uebergang zu der Erscheinung dar, dass sehr bald nach dem Beginn der Abschnürung des die Zellräume ausfüllenden Inhalts in zwei oder mehrere Theilhälften, innerhalb der Trennungsflächen derselben, festere Membranensubstanz in Form der Innenfläche der Zellhaut aufgesetzter, nach Innen zu wachsender Leisten auftritt. In Bezug auf den Zeitpunkt dieses Auftretens auf die Dauer der Ausbildung, wie auf den Grad der Härte und der Widerstandsfähigkeit der Substanz der Anlage neuer Scheidewand gegen Wasser und wässerige Flüssigkeiten bestehen mannichfaltige Verschiedenheiten. Bei der grossen Mehrzahl der Monokotyledonen erfolgt ganz plötzlich die Bildung der Scheidewände, durch welche die Räume der Pollenmutterzellen in vier (selten mehrere) Fächer, die Specialmutterzellen des Pollens abgetheilt werden. In den nämlichen Antheren finden sich Pollenmutterzellen ohne Scheidewand, und solche mit fertig gebildeter, sehr dünner; Mittelstufen sucht man vergeblich. So namentlich bei Hemerocallis[2]), Tradescantia[3]) und bei Lilium. Das Gleiche gilt von den Pollenmutterzellen der Abietineen[4]) und den Sporenmutterzellen der Equiseten[5]). Dass aber auch in diesen Fällen die Sonderung des Mutterzelleninhalts in zwei Primordialzellen nicht simultan in der ganzen Trennungsfläche, sondern von der Peripherie zum Centrum sehr rasch fortschreitend erfolge, dafür spricht einerseits die für die bärtigen Irisarten nachgewiesene Einfurchung des Inhalts der zur Theilung] sich an-



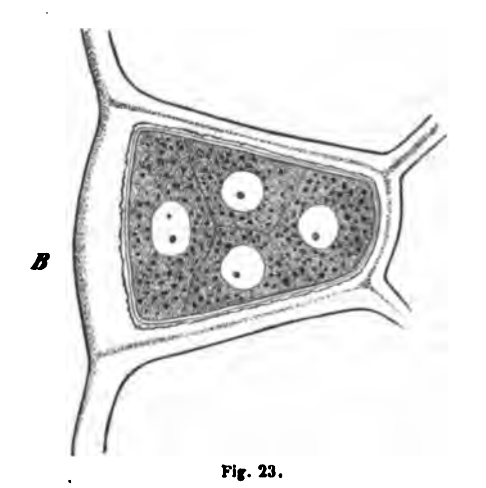
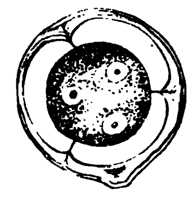


Fig. 23.

Fig. 23. Querdurchschnitt der peripherischen Zellen des Inhalts eines Antherenfachs von Phajus Wallichii. *A*. unmittelbar vor der Tetradenbildung (die unterste Zelle mit Chlorzinkiod behandelt; ihr Inhalt dadurch contrahirt). *B*. nach Anlegung der bleibenden Membran der Tetrade, während der Zerklüftung in 4 Tochterzellen.

1) Ein solcher halbflüssiger Zustand der bleibenden Membran konnte bisher bei Bildung

schickenden Mutterzelle vor Beginn der Scheidewandbildung (S. 106); andererseits die Beobachtung, dass bei einigen der erwähnten Pflanzen Erhärtung und Verdickung der die Zelle bereits vollständig durchsetzenden Wand sichtlich von der Innenwand aus nach dem Mittelpunkte zu vorschreitet[6]), endlich dass bei einigen, jenen nächst verwandten Gewächsen das Auftreten einer im Aequator der Zelle deren Innenwand ansitzenden, dünnen Ringleiste nachgewiesen werden kann, so bei Allium victoriale[7]).


Fig. 24.

Bei der Mehrzahl der Dikotyledonen geht die Scheidewandbildung innerhalb der Pollenmutterzellen langsamer vor sich. Dies tritt besonders anschaulich dadurch hervor, dass die nach Innen vorspringenden, den Zerklüftungsflächen des Zelleninhalts entsprechend auf der Innenwand der Mutterzelle verlaufenden ersten Entwickelungszustände der Scheidewände gleich nach ihrer Anlegung sich stark verdicken. Die Verdickung beginnt an der Ansatzstelle der Scheidewand an die Zellhaut, und schreitet mit der Verbreiterung der neuen Wand nach dem Centrum der Zelle allmälig vorwärts. Die in den Innenraum der Zelle vorspringenden Leisten erhalten so einen dreieckigen Querschnitt. In solcher Form wachsen sie bei den Passifloreen bis zu etwa $^1/_{12}$, bei Anthoceros laevis (Fig. 25)[8]) bis zu $^1/_6$, bei den Cucurbitaceen[9]) bis zu $^1/_4$, bei Malvaceen (Althaea) selbst bis zu $^1/_3$ des Durchmessers des Mutterzellraumes. Der Inhalt der Zelle wird durch tiefe Einschnürungen in mehrere (in der Regel vier) Lappen getheilt, die im Mittelpunkt der Zelle zusammenhängen. Wird die Zellhaut sammt den unvollständigen Scheidewänden aufgelöst (durch Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak), so stellt sich der gelappte Zelleninhalt als zusammenhängende Masse dar. Weiterhin wird auch hier die Abschnürung der Theilhälften des Zelleninhalts sehr beschleunigt. Der Beschluss der langsam begonnenen Scheidewandbildung verlauft rasch. Die breiten, im Querschnitt dreieckigen Anlagen der Scheidewände gehen nach Innen hin in sehr dünne Lamellen über, welche centripetal wachsend noch in sehr kurzer Zeit im Mittelpunkte der Zelle zusammentreffen[10]) (Fig. 24)[11]). Erst nach vollendeter Fächerung der Pollenmutterzelle in vier (selten mehrere, noch seltner wenigere) Specialmutterzellen wird der Inhalt einer jeden solchen Specialmutterzelle dadurch zur Pollenzelle umgebildet, dass er unter Verminderung seines Volumens mit einer Membran sich umkleidet, welche von der der Specialmutterzelle verschieden ist; — der bleibenden Membran der Pollenzelle. Häufig geht diesem Vorgang eine beträchtliche Verdickung der Specialmutterzellmembran, eine entsprechende Verkleinerung des Specialmutterzellraumes voraus, so namentlich bei den Malvaceen. — Noch deutlicher ausgesprochen ist das allmälige Wachsthum nach Innen einer als Ringleiste auftretenden Querscheidewand bei der vegetativen Zellvermehrung der Fadenalgen aus den Familien der Cladophoreen und Zygnemaceen. Diejenigen der im Allge-

Fig. 24. Pollenmutterzelle von Passiflora alata, kurz vor Vollendung der Ausbildung der Scheidewände, mit Zuckerlösung behandelt.

---

der Tetraden anderer Orchideen, der von Pyrola und Periploca, und bei der Bildung einzelner Pollenkörner nicht direct nachgewiesen werden (vgl. Hofm. a. a. O. p. 648). Daran ist aber wahrscheinlich nur die geringe Mächtigkeit jener Schicht Schuld).

2) Unger, merismatische Zellbildung, 1844, 4⁰.

3) Vgl. Hofmeister in Bot. Zeit., 1848, p. 425. 4) Derselbe, ebend. p. 670.

5) Dessen vergl. Unters., p. 98. 6) Unger a. a. O. 7) Pringsheim, Pflanzenzelle, p. 54.

8) v. Mohl in Linnaea 13, 1839, p. 273. 9) Mirbel in Mém. acad. des Sc., 13, Tf. 9. f. 83.

10) Nägeli (Entw. des Pollens. Zürich, 1842, p. 15), — der um dieser Beobachtung willen das schichtweise Hineinwachsen der Leisten in den Zellraum bezweifelt.

11) Das allmälige, wenn auch schnelle Wachsthum nach Innen auch des dünnen Theiles der Scheidewände hat v. Mohl in überzeugender Weise dargethan, indem es ihm gelang, Pollenmutterzellen von Althaea rosea, die ihre Scheidewände erst halb gebildet hatten, zu zersprengen und den unverletzten protoplasmatischen Inhalt als vierfach tief gelappte Masse auszutreiben (v. Mohl in Wagners Handwörterb. d. Physiol., 4, p. 118).

meinen cylindrischen Zellen, welche im Beginne der Scheidewandbildung sich befinden, zeigen ungefähr in der Mitte der Länge an einer gürtelförmigen Stelle eine leichte Einschnürung der chlorophyllführenden Schicht des Wandbeleges aus Protoplasma unterhalb der Hautschicht desselben: eine anscheinende Verdickung der Hautschicht innerhalb einer ringförmigen Zone[1]). Anwendung wasserentziehender Mittel, welche nicht quellungserregend oder lösend auf neu gebildete Membranen wirken, lassen erkennen, dass diese Erscheinung auf dem Vorhandensein einer sehr schmalen, sehr dünnen queren Ringleiste aus Zellhautstoff beruht, welche — der Innenfläche der Zellhaut rechtwinklig ansitzend, — den protoplasmatischen Inhalt mit einer Ringfurche einschnürt[2]). Lösung von Zucker in angemessener Concentration ist das beste der anzuwendenden Reagentien; — Essigsäure[3]), Lösungen von Iodmetallen, von Chlorcalcium, selbst von säurehaltigem Glycerin machen die Ringleiste aufquellen und entziehen sie der Beobachtung: sehr leicht bei Cladophora fracta, etwas schwieriger bei Cl. glomerata; noch widerstandsfähiger ist ihre Substanz bei den Spirogyren[4]). Langsam und stetig verbreitet sich die Ringleiste, den Inhalt immer tiefer einschnürend, endlich die immer enger gewordene Oeffnung schliessend, welche — meist genau in der Längsachse der Zelle, selten excentrisch, durch sie hindurchgeht. So bildet sie sich zur vollständigen Scheidewand um. Bei normalem Entwickelungsgange nimmt die neue Wand erst nach völliger Schliessung der Oeffnung beträchtlich an Dicke zu. Es ereignet sich aber bei der Zimmercultur der Cladophora fracta äusserst häufig, dass das centripetale Wachsthum der als Ringleiste angelegten Scheidewand der Längsachse der Zelle nur bis auf einen gewissen Grad sich nähert und dann still steht. Solche unvollständige Scheidewände bilden sich nicht selten in einer Zelle successiv mehrere. Sie wachsen weiterhin bedeutend in die Dicke, und lassen dann einen

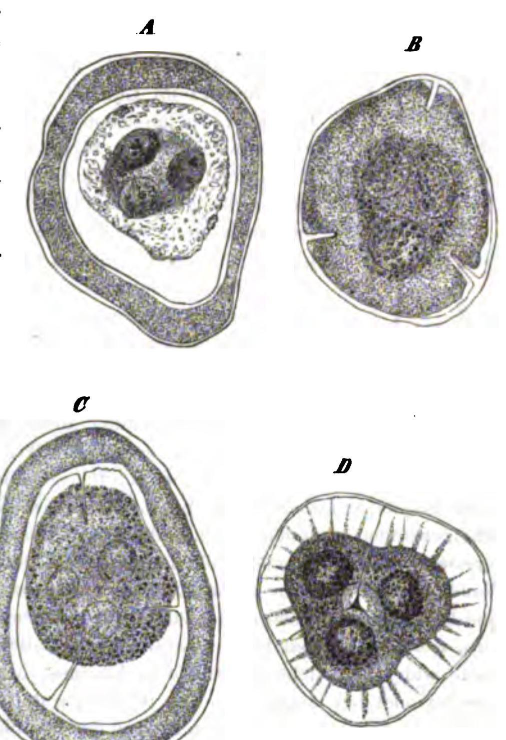


Fig. 25.

Fig. 25. Sporenmutterzellen verschiedener Entwickelung des Anthoceros laevis. *A–C.* Durchschnittsansichten. *A.* mit Alkohol, darauf mit Wasser behandelt, nach Bildung der tertiären Kerne, vor Anlegung der Scheidewände. *B.* nach Anlegung dieser, in absolutem Alk. untersucht. *C.* weiter vorgerückter Zustand; nach der Behandlung mit Alkohol ist Wasser zugesetzt, dadurch die Zellhaut (wie bei *A*) radial geschwollen. *D.* perspectivische Ansicht eines ähnlichen Entwickelungszustandes; vor dem Aufquellen der Membran gezeichnet.

1) v. Mohl, verm. Schr., p. 366.
2) Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bild. d. Pflanzenzelle, Berlin 1854, p. 21, bestätigt unter Rücknahme früherer anderer Ansicht durch v. Mohl in Bot. Zeit., 1855, p. 733.
3) Pringsheim a. a. O. p. 23. 4) A. Braun, Verjüngung, p. 259.

geschichteten Bau deutlich erkennen. Die einzelnen Lamellen verlaufen den allgemeinen Regeln der Schichtenordnung in pflanzlichen Membranen gemäss [1]). — Die Ausbildung der ringleistenförmigen Anlage der Scheidewand zum geschlossenen Diaphragma geschieht noch langsamer in den unterirdisch wachsenden dicken Protonemafäden, den dickeren Haarwurzeln (»Strebewurzeln« Gümbels) von Laubmoosen, beispielsweise derer von Funaria hygrometrica, Phascum cuspidatum, Fissidens bryoïdes. Diese Haarwurzeln vermehren die Zahl ihrer zu einer Längsreihe geordneten langcylindrischen Zellen durch stetig wiederholte Zweitheilung der jeweiligen Endzelle mittelst zur Längsachse der Zellen stark geneigte Scheidewände. Bevor die ringförmige Anlage einer solchen Scheidewand auch nur ein Viertheil des transversalen Durchmessers der Zelle erreicht hat, wird ganz in der Regel in der oberen Theilhälfte der Zelle schon die neue Zweitheilung durch Bildung zweier neuer Zellkerne vorbereitet (Fig. 27).

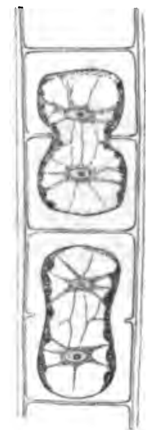


Fig. 26.



Fig. 27.

In Zelltheilung begriffene Zellen von Haargebilden verschiedener Gefässpflanzen lassen häufig die ringleistenförmigen Anlagen von Scheidewänden erkennen. So z. B. die jungen Haare von Ecbalium agreste. In anderen erscheint die dem Wasser Widerstand leistende Wand plötzlich, und vor ihrem Auftreten findet sich an ihrer Stelle eine den Zellraum durchsetzende Platte eines Lichtbrechungsvermögens, welches von dem des übrigen Inhalts der Zelle differirt. Diese Platte widersteht nicht dauernd dem Einflusse des Wassers: sie verschwindet bei längerem Liegen des Präparats in solchem. So bei Tradescantia virginica in den Haaren der Staubfäden, bei Hibiscus Trionum in denen der Petala [2]).

In Bezug auf die allmälige oder plötzliche Ausbildung der neu auftretenden Scheidewände bei der vegetativen Vermehrung der Zellen geschlossener Gewebe liegen nur wenige Beobachtungen

Fig. 26. Zwei in Theilung begriffene Zellen von Spirogyra Heerii, nach Behandlung mit Zuckerwasser und Contraction des Zelleninhalts, im optischen Durchschnitt gezeichnet. Die untere ist etwas weiter entwickelt als die obere. In jeder Zellenhälfte ein secundärer Kern, von welchem Strömungsfäden von Protoplasma ausgehen. Die äusserste Schicht der Zellenmembran ist zu einer Gallerthülle aufgelockert.

Fig. 27. *A*. Fortwährendes Ende einer starken Haarwurzel von Funaria hygrometrica. Die Endzelle enthält zwei secundäre Kerne *a* und *b*. Die Querwand *c*, welche sie von der nächstunteren Zelle trennt, ist nicht weiter, als bis zu einem wenig nach Innen vorspringenden Ringe entwickelt — *B*. stellt die Gegend dieser Querwand nach Behandlung desselben Präparats mit Zuckerlösung dar. Der protoplasmatische Zelleninhalt hat sich zu mehreren sphäroidischen Ballen contrahirt; ein solcher ragt zum Theil in die Oeffnung jener Ringleiste hinein.

1) Die aus diesen Erscheinungen gefolgerte Deutung der unvollständigen Scheidewände als Einfaltungen der innersten Lamelle der Zellhaut (Pringsheim a. a. O. p. 26), beruht auf der Voraussetzung, dass die geschichtete Structur der Zellhaut das Ergebniss successiver Anlagerung neuer Wandschichten auf die Innenflächen bereits vorhandener sei, — eine Voraussetzung, für welche kein bündiger Beweis vorliegt und die mit manchen Thatsachen unvereinbar ist. Vergl. § 27. 2) Hofmeister, Entst. d. Embryo, 7.

vor; — Beobachtungen theils der Anwesenheit zweier, durch keine feste Scheidewand getrennter Primordialzellen in dem nämlichen Zellraume[1]), theils des Zustandes der Weichheit und Zusammenziehbarkeit durch Wasserentziehung der membranösen Umgränzungen der Einzelzellen ganzer, von festen Zellhäuten umschlossener Gewebsmassen. Der letztere Fall ist nicht selten an den Embryokügelchen dikotyledoner Gewächse. Als schlagendes Beispiel verdienen die Borragineen genannt zu werden. Wird das bereits aus Hunderten von Zellen bestehende Embryokügelchen von Pulmonaria officinalis, Borrago officinalis, Nonnea violacea in Glycerin, oder Chlorcalcium- oder Zuckerlösung gebracht, so zieht sich das gesammte innere Gewebe von der straffen festen Membran zurück, welche von den Aussenwänden der Oberflächezellen des Kügelchens zusammengesetzt wird. Ringförmige Scheidewandanlagen sind in geschlossenen Zellgeweben bis jetzt noch nicht bestimmt nachgewiesen[2]). Alles deutet darauf hin, dass die Plötzlichkeit der Ausbildung und Erhärtung der Scheidewände der weitaus häufigere Vorgang sei.

§ 17.

Zellbildung im protoplasmatischen Zelleninhalte, freie Zellbildung.

Die Bildung von Tochterzellen aus einem Theile des protoplasmatischen Inhalts der fortlebenden Mutterzelle; die Individualisirung von Portionen des protoplasmatischen Zelleninhalts zu Primordialzellen, welche in dem übrigen Protoplasma der Mutterzelle eingebettet sind: — diese Bildung freier Tochterzellen im engsten Sinne ist eine im Pflanzenreiche wenig verbreitete Erscheinung. Nur drei Reihen von Entwickelungsvorgängen lassen sich als Beispiele derselben anführen: die Bildung der Keimbläschen (und Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen, insofern solche vorkommen) der Phanerogamen, Gymnospermen, Gefässkryptogamen und Muscineen; die Zellbildung im Embryosacke, welche bei vielen Phanerogamen zur Entstehung des Endosperms, bei den Gymnospermen zu der des Eiweisskörpers, und diejenige, welche in den Makrosporen von Lycopodiaceen zur Anlegung des Gewebes des Prothallium führt; endlich die Entwickelung der Sporen der Flechten und der Ascomyceten, derjenigen Pilze, welche gleich den Flechten ihre Fortpflanzungszellen frei in den Mutterzellen (Schläuchen, Ascis) bilden. Im Embryosacke der Phanerogamen entstehen die Keimbläschen — diejenigen Zellen, aus deren einer in Folge der Befruchtung der Embryo sich entwickeln wird — allgemein in folgender Weise. Der Embryosack, allerwärts eine in Richtung der Längsachse des Ovulum vorwiegend ausgedehnte Zelle entwickelt in seinem protoplasmatischen Inhalt schon frühe eine grosse Vacuole; das Protoplasma ist dann der Innenfläche der Embryosackhaut als Wandbeleg aufgelagert; in manchen Fällen ausserdem noch zu verzweigten Strängen und Bändern geordnet, die theils an der Innenseite des Wandbeleges sich hinziehen,

1) z. B. ebends. Tf. 6, fg. 20, im Embryo von Leucojum aestivum.

2) v. Mohl (verm. Schr., p. 258) giebt an — indem er die aus der ungünstigen Beschaffenheit des Objects hervorgehende Unsicherheit der Beobachtung hervorhebt — die Wand, welche die beiden Zellen einer Spaltöffnung von Narcissus, Hyacinthus und verwandten Pflanzen trennt, trete auf in Form einer nach Innen vorspringenden Leiste, und gehe aus diesem unvollkommenen Zustand erst später in den einer vollständigen Scheidewand über. Es ist mir bei Aufwendung vieler Zeit und Mühe nicht möglich gewesen, die Ueberzeugung zu gewinnen, dass dem so sei. Mir schien die Scheidewand gleich vom ersten Sichtbarwerden als höchst zarte Linie an den ganzen trüben Inhalt der Zelle zu durchsetzen.

theils den Raum der grossen Vacuole durchsetzen. Im oberen und unteren Ende des Embryosacks ist der protoplasmatische Wandbeleg von besonderer Mächtigkeit, da die Vacuole in ihrer Gestalt mehr der Kugelform sich annähert, als der Embryosack. In der Anhäufung von Protoplasma, welche die obere, dem Eymunde zugewendete Wölbung des Embryosackes ausfüllt, werden einige freie Zellkerne als durchsichtigere, scharf umgränzte, sphäroïdische Massen sichtbar. In der Regel wenige, zwei bis drei, in seltenen Ausnahmefällen eine grössere Zahl (so bei Funkia coerulea, bei Citrus). Um jeden dieser Zellkerne sammelt sich eine Masse dichteren, stärker Licht brechenden, körnchenreichen Protoplasmas zu einem anfänglich undeutlich, später schärfer begränztem Ballen, einer primordialen Zelle. Diese Primordialzellen sind dicht an die Wand des Embryosacks und dicht aneinander geschmiegt; an den Berührungsflächen durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet. Sie nehmen weiterhin, noch vor dem Eintritt der Befruchtung, an Umfang beträchtlich zu, vorzugsweise in Richtung der Längsachse des Embryosackes, so dass ihre Gestalt der Ey- oder Birnenform genähert wird. Im Innern einer jeden tritt eine Vacuole auf, so dass der — inzwischen ebenfalls gewachsene — Zellenkern, der jetzt auch feste Bildungen, Kernkörperchen, im Innern zeigt, stark excentrisch, meist dem unteren Ende nahe zu liegen kommt. Der primäre Zellenkern des Embryosacks bleibt während dieser Vorgänge in der Regel unverändert; sehr selten wird er noch vor der Befruchtung verflüssigt. Die zur vollen Ausbildung gelangenden Keimbläschen umkleiden sich im ganzen Umfange endlich mit einer dünnen, aber festen und elastischen Membran. In den meisten Fällen erst nach erfolgter Befruchtung; in einigen noch vor derselben, so z. B. bei Crocus, Nuphar, den darauf untersuchten Rhinanthaceen, bei Viscum[1]). Indem diese feste Zellhaut, insoweit sie die Innenfläche des Embryosacks berührt, dieser fest anhaftet, werden durch ihr Auftreten die Keimbläschen an die Innenwand des Sackes befestigt. Von dieser Anheftung lösen die, noch primordialen Zellen sehr leicht von der Embryosackhaut sich ab, wenn sie durch Wasseraufnahme auf dem Objectträger des Mikroskops anschwellen und der Kugelform sich nähern: bequem zu beobachten bei Lonicera Ledebourii und Xylosteum, bei Daphne Mezereum und Laureola, bei Prunus avium und in vielen anderen Fällen[2]). Die beobachteten Abweichungen von diesem, dem normalen Bildungsgange beschränken sich darauf, dass auf irgend einer Entwickelungsstufe die Keimbläschen eines Embryosackscheitels bis auf eines zu Grunde gehen: dass sie zu grumösen, meist kugeligen Ballen verschrumpfen oder zu formlos wolkigen Massen aufquellen, endlich völlig aufgelöst werden und verschwinden. Diese Erscheinungen pflegen sehr früh aufzutreten bei Agrostemma Githago, wo ganz in der Regel um nur einen der in Dreizahl in der Scheitelwölbung des Sackes auftretenden Zellenkerne ein Keimbläschen sich ausbildet[3]). Ein späteres, noch vor der Befruchtung erfolgendes Fehlschlagen der Keimbläschen bis auf Eines (stets ist das sich erhaltende das vom Embryosackscheitel fernste) ist bei sehr vielen Arten häufig, doch nie ausnahmslose Regel[4]). Da-

1) Hofmeister in Pringsheims Jahrb., 1, p. 178.

2) Derselbe, Entst. d. Embryo, Lpzg. 1849, 2 [Orchideen], 8 [Canna], 13 [Funkia], 27 [Iris], 30 [Monotropa], 38 [Bartonia], 41 [Ecbalium], und Derselbe in Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 7, p. 671. 3) Derselbe, Entst. d. Embryo, p. 44. 4) Vergl. Denselben, Abh. S. G. d. W. 7, p. 674.

gegen wird, mit seltenen Ausnahmen, nur eines der Keimbläschen zum Embryo entwickelt; das oder die übrigen werden nach der Befruchtung verflüssigt, oder sie bleiben stationär.

Die Embryosäcke sehr vieler Phanerogamen bilden auch in der Ansammlung von Protoplasma, welche das untere, dem Eymunde fernste Ende des Embryosackes einnimmt, freie Tochterzellen. Der Entwickelungsgang dieser Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen ist genau der nämliche, wie derjenige der Keimbläschen selbst. Bei gewissen Arten ist die Anwesenheit dieser Antipoden des Keimbläschen beständig und ausnahmslos. So z. B. bei Crocus vernus, Leucojum vernum, den Triticeen, den meisten Ranunculaceen. Sie enthalten bei den genannten Gewächsen eine höhere Ausbildung, als die unbefruchteten Keimbläschen: grösseren Umfang, feste elastische und ziemlich dicke Membranen. Bei anderen Pflanzen ist ihre Anwesenheit schwankend, ihre Ausbildung oft gering, z. B. bei Zostera, Aroïdeen, Colchicaceen. Sie fehlen mit seltenen Ausnahmen den Orchideen, den meisten Najadeen, Cannaceen, Olyreen, Caryophyllaceen. Meist sind sie in Dreizahl vorhanden: bei den monopetalen Dikotyledonen ist in der Regel nur eine ausgebildet, bei den Triticeen steigt ihre Anzahl bis auf 12. — Für die Umbildung des Eychens zum Samen sind die Gegenfüsslerzellen der Keimbläschen bedeutungslos. Sie werden nach erfolgter Befruchtung nicht weiter entwickelt; meist bald nach derselben aufgelöst; seltener bleiben sie länger erhalten, z. B. vom Endosperm umschlossen bei Anemone nemorosa; den Grund einer endospermleer bleibenden basilaren Anschwellung des Embryosackes einnehmend bei Arum maculatum [1]).





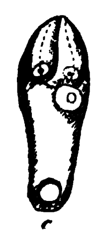


Fig. 28.

Die an protoplasmatischem Inhalte ausserordentlich reichen Embryosäcke einiger Tulipeen, die oft von Protoplasma ganz erfüllt sind, und keine Vacuole im Innern enthalten, bilden auch in der Mittelgegend des Sackes, nicht nur in seinen beiden Endwölbungen, secundäre Zellkerne, um welche bisweilen auch freie Tochterzellen entstehen, während auch der primäre Kern des Embryosackes von einer bläschenförmigen Zelle umschlossen erscheint, die noch vor der Befruchtung zerfliesst; — beobachtet bei Fritillaria imperialis, Tulipa Gesneriana [2]).

Fig. 28. Embryosäcke noch unbefruchteter Ovula von Orchis Morio. Die Ovula werden aus dem, bereits anschwellenden Fruchtknoten gelöst und zwischen zwei Glasplatten gebracht. Ein leichter Druck auf das Deckglas genügt zur Vertreibung der zwischen den Integumenten gewöhnlich haftenden Luftblasen. Das Gewebe der Integumente ist völlig durchsichtig; die Einstellung des Mikroskops auf die Längsachse des Embryosacks liefert die in der Zeichnung dargestellten Bilder. *a.* nach Auftreten der (noch kernkörperlosen, in Zweizahl vorhandenen) Zellenkerne der Keimbläschen im oberen Ende des Sackes. Der primäre Kern desselben liegt im unteren Ende. *b.* nach Anhäufung von Protoplasma zu Primordialzellen um dieselben; der primäre Kern des Sackes ist bereits verschwunden. *c.* nach Ausbildung dreier Keimbläschen, unter denen der primäre Kern des Sackes liegt. Im unteren Ende desselben befindet sich der vacuolenhaltige Kern einer Gegenfüsslerzelle.

---

1) Hofmeister, Abhdl. Sächs. G. d. Wiss., 7, Tf. 7, f. 4.
2) Derselbe, Entst. d. Embryo, p. 20.

Auch bei noch anderen Monokotyledonen findet sich, kurze Zeit nach dem Auftreten der Keimbläschen, an der Lagerstätte des primären Kernes des Embryosackes ein ziemlich grosses, oft den Mittelraum des Sackes völlig ausfüllendes bläschenförmiges Gebilde, mit mehr oder weniger fester Haut, meist einen Körper einschliessend, welcher völlig das Aussehen des primären Kerns des Sackes hat, bald wasserhelle Flüssigkeit, bald mehrere Zellkerne enthaltend. Man wird die Erscheinung kaum anders deuten können, denn als die Bildung einer freien Zelle um den primären Kern, welcher Zellbildung die Auflösung des Kerns, die Neubildung mehrerer Kerne unter Umständen folgen. Beobachtet bei Asphodelus luteus, Funkia coerulea, Gagea lutea, Iris pumila, Scheuchzeria palustris[1]. Insofern bei mehreren der Genannten auch ausser Tulipa und Fritillaria, insbesondere bei Asphodelus, die Umgränzung des bläschenartigen Gebildes undeutlich wird, und zerfliesst, schliesst sich an dieses Vorkommen die unter Monokotyledonen nicht allzu seltene (bei Dikotyledonen aber noch nirgends mit Sicherheit beobachtete) Erscheinung der Auflösung des primären Kernes des Embryosackes noch vor der Befruchtung, welcher das Auftreten kleinerer, secundärer Kerne zu folgen pflegt[2].

Im Embryosacke der Mehrzahl der Phanerogamen erfolgt bald nach geschehener Befruchtung, und nach Verflüssigung des primären Kerns des Sackes die Bildung freier Zellen aus einem Theile des protoplasmatischen Wandbeleges des Sackes, deren Entwickelungsgang viele Aehnlichkeit mit dem der Keimbläschen und ihrer Gegenfüssler hat: die Bildung von Endospermzellen. In dem Wandbelege des Embryosacks aus Protoplasma, welcher die Innenfläche der Embryosackhaut und auch die Aussenseite der Keimbläschen und ihrer Antipoden überkleidet, treten gleichzeitig freie Zellkerne von abgeplattet ellipsoïdischer, selten kugeliger Form in Anzahl auf. Bei ihrem ersten Sichtbarwerden sind die Kerne der Endospermzellen bläschenähnliche Gebilde, ohne feste Bildungen im Innern. Ihre Grösse übertrifft in allen untersuchten Fällen erheblich diejenige der später in ihnen entstehenden Kernkörperchen[3]. Wo sie in grosser Anzahl simultan gebildet werden, sind sie mit vieler Regelmässigkeit, in ziemlich gleichmässigen Abständen von einander, durch den Wandbeleg aus Protoplasma vertheilt: so z. B. bei Zea, Sorghum, Iris, Polygonum, Anemone; nicht selten auch der Aussenfläche des befruchteten Keimbläschens ansitzend (z. B. bei Ranunculaceen, Euphorbiaceen). Um jeden Zellenkern häuft sich ein Ballen dichteren Protoplasmas, dessen Peripherie die Beschaffenheit einer Hautschicht besitzt, und der so eine Primordialzelle darstellt. Dieser Vorgang erfolgt an allen Kernen desselben Embryosacks nahezu gleichzeitig. Der Innenfläche des Sackes liegt eine Schicht primordialer Zellen an. Zunächst sind die einzelnen von einander getrennt. Sie wachsen aber, meist sehr rasch, unter Bildung von Vacuolen im Inneren. Sind die lateralen Entfernungen der primordialen Endospermzellen nicht sehr beträchtlich, so treten sie bald seitlich mit einander in Berührung, werden durch gegenseitigen Druck polygonal, und stellen eine den Embryosack auskleidende Schicht dar. Leichter Druck löset die einzelnen Zellen von einander und

1) Hofmeister, Entst. d. Embryo, 10, 26; Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 7, p. 677.
2) Derselbe a. a. O., p. 678.
3) Derselbe, Entst. d. Embryo, 11; Abh. Sächs. Ges. d. Wiss. 7, p. 701.

von der Innenfläche des Sackes, so lange sie noch der festen elastischen Membranen entbehren. Sind diese Membranen gebildet, so haften die Endospermzellen fest aneinander und an der Innenwand des Embryosackes. Innerhalb der neugebildeten Endospermzellen geht häufig die Bildung von Tochterzellen vor sich; zu der Zeit, da die Zellen noch nicht zum geschlossenen Gewebe vereinigt sind, ausschliesslich die Bildung freier Tochterzellen. Der Hergang der Entstehung der ersten Endospermzellen im Embryosacke wird dabei im Kleinen wiederholt: neue Zellkerne entstehen, nach Verflüssigung des primären, im protoplasmatischen Wandbelege der Zellen; in geringer Anzahl, kaum je mehr als vier. Um jeden dieser Kerne häuft sich ein Ballen dichteren Protoplasmas. Die Mutterzelle enthält dann 2—4 freie, sphärische Tochterzellen, welche wachsend die Mutterzelle allmälig ausfüllen. Die innere Fläche der ersten Schicht von Endospermzellen, welche der Inhaltsflüssigkeit des zellenleeren Theiles des Embryosacks angränzt, ist von einem Beleg aus Protoplasma überzogen, in welchem der nämliche Vorgang bis zum Verbrauche des plastischen Inhalts des Embryosacks sich wiederholen kann, bis zur vollständigen Ausfüllung desselben durch ein geschlossenes Gewebe. Während der Anlagerung neuer Zellschichten auf die Innenfläche der bereits vorhandenen finden in diesen letztern lebhaftes Wachsthum und Vermehrung der Zellen statt; Wachsthum vornehmlich in radialer Richtung, Zellvermehrung vorwiegend durch Theilung mittelst Scheidewänden, welche auf den Radien des Embryosackes senkrecht stehen. Hierauf beruht vorzugsweise die rasche Ausfüllung auch sehr geräumiger Embryosäcke durch geschlossenes Endospermgewebe, und beruht wesentlich die strahlige Anordnung der Zellen desselben. — Ist der Embryosack eng, so berühren sich die Zellen schon der ersten, der Wand angelagerten Schicht von Endospermzellen in der Längsachse des Sackes beim ersten Eintritt ihres Wachsthumes: so bei Pothos longifolia, Triticeen, Solanaceen, Nymphaeaceen. — Der Vorgang wird etwas modificirt, wenn die Zellkerne der ersten Endospermzellen relativ weit von einander entfernt dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes eingelagert sind, so dass die jungen Endospermzellen bei ihrer ersten Ausdehnung vollständige Kugelgestalt annehmen können, bevor sie einander berühren. Durch die Annahme der Kugelform lösen sich dieselben aus dem protoplasmatischen Wandbelege, und treten frei schwimmend in die grosse Vacuole des Mittelraumes des Sackes. Indem nun einestheils die gleiche Zellenbildung im Wandbelege des Embryosacks sich wiederholt, anderntheils in den jungen Endospermzellen die Bildung freier Tochterzellen oder auch Zellentheilung stattfindet, füllt sich der Embryosack binnen Kurzem ganz oder theilweise mit einem Breie loser, zartwandiger Zellen. So z. B. bei Leucojum

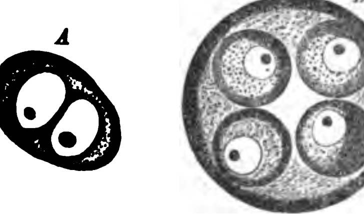


Fig. 29.

Fig. 29. Zwei in Vermehrung begriffene Endospermzellen, aus dem befruchteten Embryosack des Asphodelus albus herausgedrückt und in der Inhaltsflüssigkeit dieses Sackes frei schwimmend gesehen. *A.* mit zwei secundären Zellkernen. *B.* mit vier freien Tochterzellen im Innern.

vernum, Gagea lutea, Scheuchzeria palustris, Prunus cerasus[1]). Dieser Zellenbrei schliesst sich erst dann zu festem Gewebe zusammen, wenn seine einzelnen Zellen feste, elastische Membranen erhalten. Wo das Endosperm als nur transitorische Bildung auftritt, verlassen seine Zellen häufig nicht den primordialen Zustand, so z. B. bei Prunus, Quercus. Ihre Wandungen bleiben zerfliesslich bis zu der Zeit, wo der Zellenbrei vom heranwachsenden Embryo verdrängt und aufgezehrt wird. — In schlanken engen Embryosäcken erfolgt auch bei zeitigem Heraustreten der kugelig werdenden Endospermzellen aus dem protoplasmatischen Wandbelege die sehr frühe vollständige Ausfüllung des Sackes, wenn die in der Vacuolenflüssigkeit schwimmenden ersten Endospermzellen rasch an Grösse so sehr zunehmen, dass eine jede einen queren Abschnitt des Embryosackes ganz und gar einnimmt. Der Sack wird so sehr bald nach der Befruchtung von einer einzigen Längsreihe von Endospermzellen ausgefüllt. So bei Ceratophyllum demersum, Pistia Stratiotes, und (unter Freilassung des unteren, zellenleer bleibenden Theiles des Sackes) bei Arum maculatum, italicum, orientale[2]).

Die Bildung von Endospermzellen in nur einem Theile des Embryosackes, das Leerbleiben des übrigen Theiles desselben vom endospermatischen Gewebe ist eine nicht seltene Erscheinung. Nur die obere Hälfte des Sackes wird vom Endosperm ausgefüllt bei sehr vielen Aroïdeen (Arum, Calla, minder regelmässig Pothos), bei Veltheimia viridiflora, bei den Nymphaeaceen. — Nicht alles Endosperm entsteht durch freie Zellbildung. Bei den Loranthaceen, Santalaceen, Aristolochieen, Asarineen, Cytineen, Balanophoreen, Personaten, Labiaten, Verbenaceen, Globularieen, Selagineen, Hydrophylleen, Plantagineen, Ericaceen, Epacrideen, Pyrolaceen, Monotropeen, Droseraceen, Campanulaceen, Loaseen und Bartonieen entsteht das Gewebe des Endosperms durch wiederholte Scheidewandbildung innerhalb des von den Keimbläschen (und deren etwaigen Antipoden) nicht eingenommenen Raumes des Embryosackes[3]).

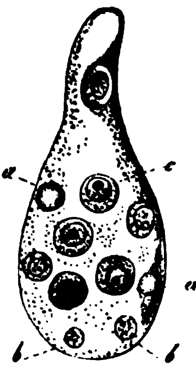


Fig. 30.

In der nämlichen Weise, wie das Endosperm der Mehrzahl der bedecktsamigen Phanerogamen, bildet sich der Eyweisskörper der Gymnospermen, insbesondere der Coniferen. Bald nachdem das nackte Eychen durch Entfaltung der es umgebenden Hüllen dem Blüthenstaube unmittelbar zugänglich geworden ist, verschwindet der primäre Kern des Embryosacks, es treten im protoplasmatischen Wandbelege des Sackes secundäre Kerne in Mehrzahl auf, um jeden dieser Kerne bildet sich eine freie Zelle. Bei den Abietineen und bei den Cupressineen treten diese Vorgänge nach sehr geringer Grössenzunahme des Embryosackes ein. Die Zahl der frei gebildeten Zellen des Eyweisskörpers ist eine niedrige. Gleichwohl füllen sie sehr frühe schon, bei Beginn ihres Wachsthumes, den Embryosack völlig aus.

Fig. 30. Embryosack von Taxus baccata, nach Beginn der Bildung von Zellen des Eyweisskörpers frei präparirt. *a.* Zellenkerne ohne, *b.* solche mit Kernkörperchen. *c.* junge Zellen.

---

1) Hofmeister, Enst. d. Embryo, 24, 48: Abh. Sächs. Ges. d. W. 7, p. 702.
2) Derselbe, Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 704. 3) Derselbe, Abh. S. Ges. d. W. 6, p. 535.

Die fernere Vermehrung der Zellenzahl des Eyweisskörpers erfolgt zunächst nur durch Scheidewandbildung. Der Embryosack von Taxus wächst beträchtlich, bevor die secundären freien Zellenkerne in ihm sich bilden; und diese Kerne entstehen successiv, zunächst in Zweizahl auftretend, allmälig bis zu etwa Dreissig sich mehrend, bevor die Bildung einer freien Zelle um jeden derselben anhebt (Fig. 30). Aber auch hier füllen die der Wand des Sackes angelagerten Zellen den Raum des Sackes durch radiales Wachsthum völlig aus, in der Achse desselben sich vereinigend [1]). Diese Zellenbildung erfolgt, soweit die sichere Beobachtung reicht, bei den einheimischen Arten von Pinus, Juniperus und Taxus nur in den Embryosäcken solcher Eychen, auf deren Kernwarze Pollenkörner gelangten. Bei Ephedra altissima, Cycas revoluta, Zamia pumila, Encephalartos caffer und bei Ceratozamia findet sie auch bei weiblichen Pflanzen statt, die von männlichen völlig getrennt vegetiren. Und auch bei Pinus canadensis und Juniperus nana var sibirica ist die Bildung des Eyweisskörpers in Eychen beobachtet worden, zu denen keine Pollenkörner der nämlichen Art gelangt waren.

Die Arten von Pinus und von Juniperus mit zweijähriger Samenreife zeigen im weiteren Laufe der Entwickelung des Eyweisskörpers einen zweiten Eintritt der freien Zellbildung. Die Wände des wenigzelligen Gewebes, welches der Embryosack zeitig ausfüllt, werden gegen das Ende der ersten Vegetationsperiode sehr beträchtlich verdickt. Bei Eintritt des nächsten Frühjahrs werden diese verdickten Zellwände verflüssigt. Gleichzeitig beginnt ein sehr intensives Wachsthum der Embryosackhaut. In dem rasch sich erweiternden Raume des Sackes schwimmen die protoplasmatischen Inhaltsmassen der Zellen des vorjährigen Eyweisskörpers als nackte Primordialzellen. In ihnen hebt sofort die Bildung freier Tochterzellen an; in derselben Weise, wie in jungen, freien Endospermzellen. Wie in diesen wird auch hier die Vierzahl der Tochterzellen kaum je überschritten. Nach Bildung von Tochterzellen zerfliesst die Hautschicht der primordialen Mutterzelle; die Tochterzellen werden frei, und bilden neue Tochterzellen in ihrem Innern. Diese Zellenvermehrung ist äusserst lebhaft; aber noch rascher als die Zunahme der Zahl und Masse der Zellen ist das Wachsthum des Embryosackes. Geraume Zeit bleiben die primordialen Zellen frei in seiner wässerigen Inhaltsflüssigkeit schwimmen; bei den Kiefern etwa den Monat April hindurch. Dann lagert sich der Innenfläche des Sackes eine Schicht Zellen an, die durch gegenseitigen Druck polyëdrisch werden und radial sich strecken. Auf diese Schicht lagert sich eine zweite, dann eine dritte, und damit ist der Sack wieder von geschlossenem, strahlig geordneten Gewebe ausgefüllt, das fortan an Masse und Zellenzahl noch beträchtlich zunimmt, seine Zellen aber nur durch Scheidewandbildung vermehrt [2]).

Bestimmte Zellen der Scheitelregion des Eyweisskörpers der Gymnospermen erlangen eine sehr beträchtliche relative Grösse. Sie sind die sogenannten Corpuscula oder secundären Embryosäcke. In ihnen entstehen die Keimbläschen, ebenfalls durch freie Zellbildung aus nur einem Theile des protoplasmatischen Inhalts der Zellen. Bis zur Erlangung der vollen Grösse enthalten die Corpuscula der Coniferen nur einen dünnen Wandbeleg aus Protoplasma, welchem der Kern der grossen Zelle eingelagert ist. Nach Vollendung des Wachsthums der

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 127, Tf. 27, 30. 2) Derselbe, vergl. Unters., p. 128.

Corpuscula nimmt ihr Gehalt an Protoplasma rasch zu. Der Wandbeleg wird schnell um Vieles dicker, die Vacuole immer kleiner. Sie wird bei den Abietineen und bei Taxus sehr bald, bei den Cupressineen etwas später in eine grössere Anzahl kleiner kugeliger Vacuolen zerklüftet, die endlich völlig verschwinden. In den Platten und Massen von Protoplasma, welche die einzelnen Vacuolen umgeben und von einander trennen, treten nach Verflüssigung des primären Kerns des Corpusculum secundäre Zellkerne in Anzahl auf: in mässiger, bis etwa 8, bei Taxus; in grösserer bei den Cupressineen, in sehr grosser, bis zu mehreren Hunderten, bei Abietineen. Um jeden solchen Kern ballt sich eine Masse dichteren Protoplasmas zu einer primordialen Zelle, einem Keimbläschen, nach deren Anlegung die noch vorhandenen Vacuolen rasch aufgezehrt werden. Die Keimbläschen schwimmen jetzt theils frei in gleichartig feinkörnigem Protoplasma, theils sind sie der Wand des Corpusculum, insbesondere der Scheitelwölbung desselben angeschmiegt. Bei den Kiefern erfolgt in vielen Keimbläschen noch vor der, durch die Ankunft des Pollenschlauchendes in dem oberen Ende des Corpusculum vermittelten Befruchtung, die Bildung freier Tochterzellen, die allmälig wachsend die Mutterzelle ausfüllen. — Nach Anlangen des Pollenschlauchendes am Corpusculum nimmt eines der Keimbläschen an Grösse beträchtlich zu, wandert nach der unteren Wölbung des Corpusculum, beginnt eine Zellvermehrung durch Scheidewandbildung nach bestimmter Regel, presst sich dem unteren Ende des Corpusculum fest ein, erhält feste elastische Zellwände und wird so zur Anlage des Embryo [1]).

Das, morphologisch dem Eyweisskörper der Gymnospermen gleichwerthige, weibliche Prothallium der Lycopodiacee Isoëtes entsteht ebenfalls durch freie Zellbildung im Innenraume der, aus einer grossen Zelle bestehenden Makrospore. Wird die äussere Haut einer in der Anlegung des Prothallium begriffenen Spore durch Einbringen in gesättigte Glycerinlösung durchscheinend gemacht, so erkennt man der Innenwand der Spore angelagerte, abgeplattete sphäroïdische Anhäufungen körnigen Protoplasmas, welche bei Quetschung der Spore zu formlosem Brei zusammenfliessen: freie Primordialzellen, die ersten Zellen des Prothallium. Wenig später ist der ganze kugelige Innenraum der Spore von polyëdrischen Zellen ausgefüllt, die nun feste Membranen besitzen und ein geschlossenes Zellgewebe darstellen [2]). Die Bildung des archegonientragenden Prothallium von Selaginella erfolgt wahrscheinlich durchaus in der nämlichen Weise. Zuverlässig entstehen bei S. hortorum Mett. die relativ grossen Zellen desselben, welche um die Zeit der Embryobildung den weiten unteren Raum der Spore ausfüllen, durch freie Zellbildung [3]).

In den Centralzellen der Archegonien der Gefässkryptogamen und Muscineen bilden sich die Keimbläschen, indem neben dem primären Kern der Centralzelle, bei den Gefässkryptogamen über, bei den Muscineen meist unter demselben, ein secundärer Zellenkern frei in dem Protoplasma auftritt, welches die Centralzelle ausfüllt, oder als Wandbeleg eine Vacuole einschliesst. Eine Portion dichteren Protoplasmas ballt sich um diesen Kern zu einer Primordialzelle, welche der Wand der Centralzelle sich anschmiegt oder frei in ihrem Raume schwebt.

1) Hofmeister, vergl. Unters. 130; derselbe in Pringsheims Jahrb., 1, 167.
2) Derselbe, Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 126. 3) Derselbe, vergl. Unters. p. 123.

Weiterhin verschwindet der primäre Kern der Mutterzelle, noch vor der Befruchtung, bei Muscineen sehr frühe, bei Gefässkryptogamen später [1]. Von der Einzahl der Keimbläschen der höheren Kryptogamen sind nur bei Salvinia natans Ausnahmen beobachtet; die Centralzellen einzelner Archegonien enthalten deren zwei [2].

Der Halskanal der Archegonien vieler Polypodiaceen, aller Equiseten, Rhizokarpeen und Lycopodiaceen entsteht durch Entwickelung eines intercellularen Raumes in der Commissur der vier parallelen Längsreihen von Zellen, welche den Halstheil der Archegonien zusammensetzen. Diese Entwickelung schreitet von innen nach aussen, von unten nach oben vor. Wenn das Keimbläschen genau unter der Innenöffnung des in Bildung begriffenen Kanals der Scheitelwölbung der Centralzelle angeheftet ist, so drängt sich sein oberes Ende, sich zuspitzend, eine Strecke weit in den Kanal ein: ein Fall, der bei Salvinia [3] und bei Equisetum [4] öfters vorkommt, doch ohne Regel zu sein.

Die Sporen der Flechten und Ascomyceten treten als freie primordiale Zellen in specifisch bestimmter Zahl im Protoplasma der Mutterzelle auf: bei Ascomyceten mit langgestreckten Ascis, z. B. bei Morchella, Peziza, in der Regel zu achten; bei Pertusaria leioplaca zu vieren, bei P. communis zu zweien, bei Diatrype verrucaeformis in sehr hoher Zahl. In einigen Fällen geschieht ihre Anlegung nachweislich durch Ballung von zunächst kugeligen Massen dichten Protoplasmas um freie secundäre Zellkerne, welche nach Resorption des einen primären Kerns der Mutterzelle entstehen [5]. Auch bei vielen Flechten geht dem Auftreten der, ebenfalls meist achtzähligen Sporen das Erscheinen zellenkernähnlich aussehender, sphäroïdischer Körper in der Anzahl der weiterhin entstehenden Sporen voraus: so bei Physcia ciliaris, Sphaerophoron coralloïdes [6]. Bei den Tuberaceen sind weder vor noch nach der Sporenbildung Kerne zu unterscheiden.

Der Ort der Protoplasmaanhäufung, innerhalb deren die Sporen von Ascomyceten zuerst auftreten, ist für manche der hieher gehörigen Formen noch controvers. In den lang gestreckten Sporenmutterzellen der Pezizen und Morcheln, wie in den eyförmigen der Trüffeln scheidet sich das Protoplasma früher in zweierlei Bestandtheile: eine stärker lichtbrechende, dichtere, zäher flüssige, mit Iod sich dunkler braun färbende Substanz, welche in der Zelle eine peripherische Lagerung einnimmt, und eine minder lichtbrechende, flüssigere, wasserklare oder feinkörnige (nach den Arten verschiedene) mit Iod gelbe Farbe annehmende Masse, welche von jener umschlossen, sphäroïdisch umgränzt, in der oberen Hälfte der Zelle sich befindet: bei den Pezizen dieses Ende fast vollständig ausfüllend, bei den Morcheln von einer ziemlich dicken Schicht der peripherischen Substanz umhüllt [7]. Die innere, minder lichtbrechende Substanz steht zu der peripherischen in dem Verhältniss der Intracellularflüssigkeit einer Vacuole zu dem umgebenden dichten Protoplasma, deren Unterschied allerwärts nur ein relativer ist. In beiderlei Substanzen kommt die Bildung von kleinen Vacuolen mit noch minder lichtbrechender Inhaltsflüssigkeit vor: ein Fall, der auch in der Inhaltsflüssigkeit sehr protoplasmareicher Zellen von Gefässpflanzen sich ereignet, z. B. in jungen Pollenzellen von Arum maculatum, Narcissus poëticus. — Die neuen Sporen werden bei Pezizen und Morcheln, so weit

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W., math. phys. Cl., 1854, 95 [Muscineen], Abh. ders. Ges, 4, p. 172 [Equisetum], 5, p. 605 [Polypodiaceen]. 2) Derselbe, ebd. 5, p. 667.
3) Pringsheim in dessen Jahrb., 3, Tf. 26. 4) Hofmeister, in Abh. S. G. d. W., 4, Tf. 17.
5) Nägeli in Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 45 — primärer Zellkern im Ascus von Morch. esculenta; — de Bary, Fruchtentw. der Ascomyceten, Lpz. 1863, p. 22; vollständige Entwickelungsgeschichte der Sporen verschiedener Arten von Morchella, Helvella, Peziza.
6) Tulasne in Ann. sc. nat. 3. S., Bot., 17, Tf. 15, fig. 4.
7) Tulasne, Fungi hypogaei, Paris 1851, p. 117; Hofmeister in Pringsheims Jahrb. 2, p. 378; de Bary, Entw. der Ascomyceten. Lpz. 1863, p. 17.

die Beobachtung reicht immer, in dem inneren Hohlraume zuerst sichtbar. Bei den Trüffeln sind die Fälle nicht selten, in welchen unzweifelhafte junge Sporen dem Wandbelege eingeschlossen erscheinen[1]). Ich habe aus dieser Thatsache den Schluss gezogen, dass auch hier, wie in allen bei Gefässpflanzen vollständig beobachteten Fällen, die Bildung freier Tochterzellen in und aus dem dichtesten, als Wandbeleg erscheinenden Theile des plastischen Zelleninhalts erfolgt; dass sie erst später in den Vacuolenraum treten. In Bezug auf die Pezizen und Morcheln bleibt die Möglichkeit unbestreitbar, dass die neu gebildeten Sporen, so lange sie in der dichteren Substanz des Wandbelegs sich befinden, von diesem im Lichtbrechungsvermögen so wenig differiren, dass sie unkenntlich bleiben. De Bary dagegen[2]) nimmt an, dass die Bildung der Sporen in dem von minder lichtbrechender Substanz erfüllten Hohlraume vor sich gehe. Nur den mit Iod lichtgelb sich färbenden Inhalt dieses Hohlraums erkennt er als ächtes Protoplasma an. Den dichteren Wandbeleg unterscheidet er als eigenthümliche Bildung, die er Epiplasma benennt. Die Fälle, in welche bei Tuber im Wandbeleg des Ascus sehr junge Sporen sich finden, erklärt er für abnorme. — Kein Zweifel, dass bei den Pezizen der Augenschein sehr zu Gunsten der de Bary'schen Auffassungen spricht. Die Einlagerung junger Sporen in den Wandbeleg der Asci von Tuber aestivum ist aber eine viel zu häufige Erscheinung, als dass ich sie für eine Abnormität halten möchte. Und bei Elaphomyces granulatus findet, nach de Bary's eigner Angabe und Abbildung[3]), mit denen von mir selbst im Sommer 1862 gemachte Beobachtungen völlig übereinstimmen, die Anlegung der Sporen unzweifelhaft im Wandbelege aus dichtestem Inhalt der Zelle statt; ebenso nach Tulasne's Abbildungen bei Terfezia Leonis[4]).

Ihre eigenthümliche, ellipsoïdische oder nieren- oder spindelförmige Gestalt erhalten die Sporen von Flechten und Ascomyceten erst geraume Zeit nach ihrem ersten Auftreten[5]). — Das zur Zeit ihres Sichtbarwerdens ausserhalb ihrer vorhandene Protoplasma der Mutterzelle wird zu ihrer Ausbildung rasch verbraucht: vollständig bei den grösseren Flechten, den Tuberaceen, vielen Sphäriaceen; bis auf einen dünnen Wandbeleg bei manchen holzbewohnenden Sphäriaceen und bei Protomyces. Bei dem letztgenannten Pilze erfolgt die Bildung der Sporen erst nach Abtrennung des Sporangium = Ascus von der Mutterpflanze. Der Inhalt des Ascus bildet sich zu feinkörnigem Protoplasma um, welches zu einem Beleg der Innenfläche der Wand sich ordnet. In diesem Beleg bilden sich die Sporen in Unzahl als sehr kleine, zunächst sphärische, später stäbchenförmig werdende Zellen. Sie häufen sich in der Scheitelwölbung des Ascus. Zu ihnen hin strömt sichtlich das nicht in ihrer Bildung eingetretene Protoplasma der Mutterzelle, um zum Wachsthum der Sporen verbraucht zu werden — mit Ausnahme eines dünnen Wandbelegs, der im aufplatzenden, die Sporen ausstossenden Ascus noch vorhanden ist[6]).

Seit beinahe zwei Jahrhunderten ist der zellige Bau der Pflanzen erkannt[7]). Die Frage nach der Entstehung der Zellen beantwortete man bis ins dritte Jahrzehend des laufenden Jahrhunderts nur mit Muthmaassungen. Ihre thatsächliche Entscheidung wurde zuerst durch Mirbel 1831 in Angriff genommen[8]); nicht mit

1) Hofmeister a. a. O. 2) a. a. O.

3) a. a. O. 31, Tf. 1, f. 27—29. 4) Fungi hypogaei Tf. 15, f. V 7.

5) Die ausnehmend langgezogenen, fadenförmigen Sporen der Claviceps purpurea (vgl. Tulasne in Ann. sc. nat. 3. S. 20, Tf. 3, f. 12) sind in den jüngsten Ascis, in welchen sie überhaupt vom übrigen Zelleninhalt sich unterscheiden lassen, nur etwa $\frac{1}{6}$ so lang, aber eben so dick wie in reifen.

6) De Bary, Beitr. z. Morphol. d. Pilze, aus Abh. Senkenb. Gesellsch. 5, p. 8.

7) Malpighi, Anatome plantarum, Lond. 1675; — Grew, Anatomy of plants, ebend. 1682; vorläufige Veröffentlich. 8—10 Jahre früher.

8) Récherches sur la Marchantia polym. in Mém. Ac. sc., 13, p. 337.

Glück, indem er zu dem Schlusse gelangte, dass sowohl auf der Aussenseite von, als zwischen und auch in vorhandenen Zellen neue Zellen sich bilden. Indess geben Mirbels eigene thatsächliche Darlegungen keinen Anhalt für die ersteren der beiden Annahmen, und es ist nichts gewisser, als dass er eben nur die Bildung von Zellen in Zellen wirklich beobachtete. — Der feste Grund für die Lehre von der Zellenbildung wurde von dem nämlichen Forscher gelegt, welchem sie den besten Theil ihres späteren Ausbaues verdankt: durch H. v. Mohl[1]), welcher vor dreissig Jahren zeigte, dass nicht nur bei Bildung reproductiver Zellen — wie bereits Mirbel an Sporen- und Pollenkörnern erkannt hatte — sondern auch bei dem vegetativen Wachsthum der Fadenalgen die Zahl der Zellen durch Fächerung des Innenraumes vorhandener Zellen sich mehrt, und dass bei dieser Scheidewandbildung auch in den Zellen der Cladophoren die neue Wand als Ringleiste auftritt, die allmälig nach Innen wächst — eine Thatsache, welche die Möglichkeit der Vorstellung ausschliesst, dass die Tochterzellen in der Mutterzelle als kleine Bläschen auftreten, allmälig wachsen und endlich die Mutterzelle nach Aufnahme oder Umbildung sämmtlichen geformten Inhalts derselben ausfüllen, sich an der Berührungsfläche abplatten und so die Scheidewand darstellen könnten. Wenige Jahre später entdeckte Schleiden die freie Zellbildung (bei der Entwickelung des Endosperms von Leguminosen[2]). Er versuchte sofort die Ansicht durchzuführen, dass diese Form der Zellenbildung die im Pflanzenreiche allgemein vorkommende sei, und fand dabei unter jüngeren Forschern vielfältige Zustimmung. Ein Jahrzehend lang dauerte die lebhafte Discussion der Frage, ob die vegetative Zellvermehrung durch Bildung freier Tochterzellen, oder ob sie durch Fächerung, durch Scheidewandbildung erfolge. Unter den Vertretern der berechtigten letzteren Auffassung stand Unger in vorderster Reihe[3]). Bald wurde ein wesentlich neuer Gesichtspunkt durch die Ermittelung der Thatsache gewonnen, dass der protoplasmatische Zelleninhalt sich selbstständig zu bestimmt umgränzten Massen zu gestalten vermöge, an deren Aussenflächen erst weiterhin feste Zellmembranen auftreten, eine Thatsache, welche gleichzeitig durch v. Mohl[4]) und durch Nägeli[5]) in die Wissenschaft eingeführt wurde. Von da an klärten die Anschauungen sich rasch. Frühere Vertheidiger der Schleiden'schen Ansicht erkannten an, dass die Zellbildung aus einem Theile des bildungsfähigen Inhalts auf eine relativ kleine Zahl von Fällen der Entwickelung von Fortpflanzungszellen beschränkt sei[6]), der Entdecker der freien Zellbildung pflichtete schliesslich dem bei[7]), und seitdem besteht Uebereinstimmung unter den Männern vom Fache über die Grundthatsachen der Zellenbildung, wie sie im Vorstehenden entwickelt sind: eine Uebereinstimmung, die in einer Abhandlung A. Braun's[8]) besonders schlagenden Ausdruck fand.

1) Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung, Tübingen 1835.

2) Schleiden, Beitr. zur Phytogenesis, Müllers Archiv 1838, p. 137.

3) Siehe namentlich seine Abhandlung: über das Wachsthum der Internodien, von anatomischer Seite betrachtet in Bot. Zeit. 1844, p. 489.

4) v. Mohl, einige Beobachtungen üb. den Bau der vegetabil. Zelle in Bot. Zeit. 1844, p. 273.

5) Nägeli, Zellkerne, Zellbildung und Zellenwachsthum in Zeitschr. f. w. Bot. 1, 1844, p. 34.

6) Nägeli, Ztschr. f. wiss. Bot. 3. 4. 1846, p. 50.

7) Schleiden, Grundzüge. 3. Aufl. 1. Th.

8) A. Braun, Beob. üb. die Ersch. der Verjüngung in der Natur, Freiburg 1850 (mit neuem Titel ausgegeben, Leipzig 1851), p. 129 ff.

Neben dieser methodischen Entwickelung unserer Kenntniss des Vorganges der Zellvermehrung laufen zwei Versuche, den Thatsachen eine andere Deutung abzugewinnen. Die eine dieser Auffassungen, die von Hartig, unterscheidet sich nach der letzten der zahlreichen und tiefgreifenden Modificationen[1]), welche der thätige Urheber ihr hat angedeihen lassen, von der geläufigen Anschauung mehr durch abweichende Terminologie als im Wesen. Hartig nennt den protoplasmatischen Wandbeleg Vacuolen enthaltender Zellen Ptychodeschlauch[2]). Er stellt sich diesen vor als aus zwei ineinandergeschachtelten Membranen (= unseren Hautschichten) bestehend, zwischen denen der Ptychodesaft (= Protoplasma) sich kreisend bewege. Die Zellenvermehrung beruhe auf durchaus selbstständiger Abschnürung des Ptychodeschlauchs zu Tochterzellen. — Aus dem Inhalte des Ptychodeschlauches und diesem selbst lässt Hartig »die Ablagerungsschichten des Astathebandes entstehen, die starre Zellhaut constituirend, beiderseits bleibend begränzt durch die mit der Ablagerungsschicht verwachsenden Ptychodehäute (Ptychode und Ptychoïde). Schon vor der Umwandlung des ersten Ptychodeschlauchs und dessen Inhalts zur Zellwand entsteht ein neuer zweihäutiger Schlauch im Innern des älteren, die Functionen desselben übernehmend und fortführend. Dieser Vorgang wiederholt sich regelmässig zweimal, oft mehremale.« Aber dieser Vorgang existirt nicht in der Natur. Nirgends können zwei ineinander geschachtelte »Ptychodeschläuche« beobachtet werden. Was Hartig[3]) als solche an Algen u. s. w. abbildet und deutet, findet in dem zuvor Erörterten seine andere, einfachere, und mit der Gesammtheit der Erscheinungen übereinstimmende Erklärung. Die weitere Discussion der Hartig'schen Darstellung von Entstehung und Wachsthum der Zellhaut verliert mit der Constatirung dieses Factum jede Bedeutung. Eine zweite, von Karsten[4]) aufgestellte Hypothese geht von der gleichzeitig von v. Mohl gemachten Beobachtung aus, dass der protoplasmatische Wandbeleg lebender Zellen bei Anwendung wasserentziehender Mittel in Form eines geschlossenen Schlauches von der Zellhaut sich zurückzieht und frei im Zellraume schwebt. Dies Gebilde betrachtet Karsten als Tochterzelle nächsten Grades, den etwa vorhandenen Zellkern als zweitnächste Tochterzelle, Kernkörperchen des Zellkerns als solche drittnächsten Grades, und stellt sich vor, dass Tochterzellen als sehr kleine Bläschen im Innern der Mutterzelle entstehen, an Grösse allmälig wachsen, und entweder wieder vergehen, oder zur Bildung von Tüpfelhöfen u. dgl. m. verwendet werden, oder endlich zu zweien oder mehreren die Mutterzelle ganz ausfüllen, dauernd fortexistirende Tochterzellen darstellend. Diese Vorstellung ist völlig unvereinbar mit der Thatsache, dass die Anordnung des Zelleninhalts bei der Zelltheilung nicht wesentlich gestört wird. Es genügt, nach Mitscherlichs Vorgange die fortschreitende Scheidewandbildung einer lebenden Cladophorenzelle unter dem Mikroskope zu verfolgen, es genügt die Ver-

1) Hartig in Bot. Zeit. 1855, p. 394.

2) Hartig brauchte den Ausdruck Ptychode früher als v. Mohl die Bezeichnung Primordialschlauch; und es würde der Hartig'schen Bezeichnung die Priorität gebühren, wenn er nicht ursprünglich sie auf die innerste Lamelle der festen starren Zellmembran der Holzzellen von Coniferen und Laubbäumen angewendet hätte. Vergl. Hartig, Beitr. z. Entwickelungsgeschichte, Berlin 1843, p. 16. 3) a. a. O. Tf. 4.

4) Karsten, De cella vitali, Berlin, 8°. — ohne Jahrzahl, doch vor 1844 erschienen. Mitgetheilt, und vielfach weiter ausgeführt in des Vfs. gesammelten Schriften, Berlin 1865, 4°.

mehrungsweise der Zellen einer Spirogyra zu betrachten, um die Karsten'sche Hypothese abzuweisen. Sie hat auch nur einen erklärten Anhänger gefunden, und die von diesem beigebrachten Argumente sind nicht danach angethane, weitere Zustimmung zu gewinnen[1]).

§ 18.

Verhältniss der Zellenbildung zum Wachsthum der Pflanzen und Pflanzenorgane.

So verschiedenartig die Verhältnisse auch sind, welche zwischen Bildungsweise, Form und Anordnung neu entstehender Zellen und der Gesammtgestaltung der Pflanzen obwalten — sie lassen sich alle unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt bringen. Im lebenden Protoplasma wirken zwei verschiedene Vorgänge nach weit auseinandergehenden Richtungen hin: einestheils das Streben zur Veränderung von Gestalt und Ort, die eigenartige Beweglichkeit des Protoplasma, und anderntheils das Streben zur Tropfenbildung, zur Annahme der Kugelform, welches das Protoplasma mit allen flüssigen und halbflüssigen Körpern theilt. Wo der erstere dieser Vorgänge zu hoher Energie gesteigert ist, da schliesst er den zweiten aus. Lebhaft bewegtes Protoplasma ballt sich nicht zu neuen Primordialzellen. Auch bei grosser und andauernder Beweglichkeit des Protoplasma ist das Ergebniss seiner Thätigkeit ein sehr verschiedenes, je nachdem während seiner Ortsveränderung ein Theil der Hautschicht in den Zustand fester, elastischer Membran übergeht oder nicht. Im ersteren Falle werden dauernde Gebilde erzeugt: Hohlräume, umgeben von einer Wand aus festem Stoffe, welche bleibend die Bahnen bezeichnen, in denen das Protoplasma sich bewegte. Im zweiten Falle geht fort und fort die ganze Substanz des Protoplasma in die Ortsveränderung ein; die ganze Masse wandert. Die Plasmodien der Myxomyceten zeigen beiderlei Verhalten successiv, und durch allmälige Uebergänge vermittelt im Laufe der normalen Entwickelung. Auf der höchsten Stufe der Beweglichkeit ist die Hautschicht kaum geschieden von der Substanz des Inneren; und wenn ein Theil eines solchen Plasmodium seinen Ort ändert, da bleibt keine Spur von ihm an der bisherigen Stätte zurück. Wird die Beweglichkeit geringer, so verändert die innere Masse rascher den Ort, als die Hautschicht. Diese bleibt an dem früheren Lagerungsort eine Zeit lang als zusammensinkende schlauchartige oder röhrenförmige Bildung zurück; langsam wird ihre Substanz in die Hauptmasse des Plasmodium eingezogen. Nimmt die Beweglichkeit noch weiter ab, wie beim Herannahen der Bildung der Fruchtkörper, dann geht die von der leichtflüssigeren körnigen Masse entleerte Schicht peripherischer Substanz in ihren äusseren Lamellen in den unlöslichen Zustand über; langgestreckte Röhren aus festem elastischen Membranstoffe verlaufen von dem noch flüssig gebliebenen Theile des Plasmodium aus in den Richtungen der früheren Wandung desselben (S. 22).

Von dieser letzten Stufe der Entwickelung beweglicher Plasmodien unterscheidet sich kaum noch die Vegetation solcher einzelliger Pflanzen, bei deren

1) Jessen über die Bildung der Zellen bei einigen Algen, in Bot. Zeit. 1849, p. 497.

Wachsthum eine Richtung vor den übrigen weit bevorzugt ist, wie beispielsweise die Siphoneen und Saprolegnieen. Die Verschiedenheit besteht lediglich darin, dass im ganzen Umfange des wandernden Protoplasma feste Membran in stetigem Fortschreiten ausgebildet wird. Während des Wachsthums der Fäden von Vaucheria oder Saprolegnia rückt das Protoplasma unausgesetzt vorwärts, wenn auch langsamer, als bei sich verlängernden Plasmodienästen. Die Form des Mantels eines sehr schlanken Paraboloïds einhaltend, ist es auch am Vorderende von einer Membran umhüllt. Diese nimmt durch Einlagerung neuer Theile an Ausdehnung zu. Sie verlängert sich fort und fort zu einer cylindrischen Röhre, innerhalb deren die Wanderung des Protoplasma vorschreitet; sehr allmälig zwar, aber doch endlich die älteren Theile der Röhre völlig verlassend. Verästelung entsteht, wie bei der Zweigbildung an Plasmodien, dadurch, dass Theile des im wachsenden Vorderende angehäuften Protoplasma stellenweise neue Wegrichtungen einschlagen, dabei vom ersten Heraustreten aus der bisherigen Wachsthumsrichtung in derselben Weise von einer festen Membran umhüllt, wie die Scheitelregion des Protoplasma im Vorderende des ursprünglichen Fadens.

Derselbe Gedankengang findet seine Anwendung auf alle Fälle des Wachsthums von Zellen, welches einer Neubildung von Zellen vorausgeht. Eine Anhäufung von Protoplasma bildet sich an einer bestimmten Stelle der Zelle, bevor eine Flächenzunahme ihrer Membran nach e i n e r bestimmten Richtung, und eine Sonderung ihres protoplasmatischen Inhalts in mehrere Primordialzellen eintritt. Pflanzen einfachster Organisation, die nicht, wie die Siphoneen, differenzirte Organe verschiedener Function besitzen, die aus gleichartigen Zellen bestehen, aus Zellen, die in wenig verwickelter Weise nach nur zweien Richtungen oder selbst nur nach einer Richtung des Raumes wachsen, zeigen in scharfer Ausprägung die zwei bei dieser Wanderung möglichen Fälle, dass das Ziel des Fortrückens des Protoplasma entweder eine mittlere Zone der Zelle, oder eine Endfläche derselben ist. Bei den Conjugaten bewegt sich das Protoplasma von jeder Endfläche der Zelle zu einer durch deren Mitte senkrecht auf die Zellmasse gelegten Ebene. In der Durchschnittslinie dieser Ebene mit der Zellhaut wird der Zellmembran ein neues zunächst schmales, ringförmiges Stück eingeschaltet, ein intercalares Wachsthum durch Intussusception findet nur hier, nur innerhalb einer im Beginn des Wachsthums unmessbar schmalen Zone der Membran statt. In dieser neu gebildeten Zone der Zelle tritt protoplasmatischer Inhalt, von den alten Hälften her wandernd. Und in der Mittellinie derselben Zone erfolgt die Ein- und Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts zu neuen Primordialzellen, tritt die Scheidewand auf, welche den Raum der Mutterzelle in zwei Tochterzellen theilt. Während und nach der Bildung dieser Scheidewand dauert die Wanderung des Protoplasma aus jeder Zellenhälfte nach ihr hin, dauert das intercalare Flächenwachsthum der Zellhaut jederseits neben der Ansatzstelle der Scheidewand an die Innenfläche, oder der in zwei Lamellen sich spaltenden Scheidewand allein, bis zur Erreichung des definitiven Volumens der Zelle fort. Am augenfälligsten ist der Vorgang bei den im Aequator der Zelle tief eingeschnürten Desmidieen Micrasterias, Euastrum, Staurastrum, Xanthidium. Bei herannahender Zellenvermehrung verlängert sich beträchtlich der sehr enge, bis dahin sehr kurze Verbindungskanal zwischen den beiden erweiterten Hälften der Zelle. Erst nach dieser Verlängerung bildet sich in seiner Mittellinie die auf

seiner Innenfläche senkrechte Wand, welche die Zelle in zwei Hälften theilt. Dann reissen die äussern Schichten der alten Zellhaut genau über der Ansatzstelle der Scheidewand, und es quellen aus dem Risse kurze Stücke der inneren, den alten nicht anhaftenden Schichten blasenähnlich hervor, die alten Hälften der Zellwand von einander entfernend. In die neu hervorgetretenen Anschwellungen tritt zunächst nur farbloses Protoplasma aus jeder der alten Zellhälften ein; weiterhin auch Chlorophyll. Jede der neuen Ausstülpungen erlangt allmälig Umfang und Gestalt einer der alten Zellenhälften [1]. — Bei den Oedogonien wandert das Protoplasma stetig nach der einen (vordern) Endfläche der cylindrischen Zelle. Erst nach Beendigung dieser Wanderung erfolgt hier die Zerklüftung des Zelleninhalts in zwei Primordialzellen von sehr ungleichem Volumen, deren obere aber sichtlich innerhalb eines gleichen Raumtheils eine grössere Masse dichten Protoplasmas enthält, als die untere. Die Trennungsfläche der beiden Primordialzellen steht auch hier senkrecht auf der Richtung der Wanderung des Protoplasma.

Bei den Pflanzen zusammengesetzteren Baues ist die nach bestimmter Volumenzunahme eintretende Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts der entwickelungsfähigen Zellen gepaart mit den, bei den Myxomyceten und Siphoneen hervortretenden Erscheinungen des Auftretens neuer, von der bisherigen divergirenden Richtungen der bevorzugten Zunahme des Volumens (der Bildung von Verzweigungen) — und der Wanderung des Protoplasma nach den peripherischen Theilen des Pflanzenkörpers. In übersichtlicher Weise zeigen sich diese Verhältnisse an den Algen, welche aus regelmässig verzweigten Zellreihen bestehen, wie z. B. die Cladophoren. Wachsthum und Zellvermehrung der Fäden sind hier in der Regel auf die vorderen Endglieder der Fäden beschränkt. Diese Endglieder sind vorzugsweise reich an Protoplasma; ältere Gliederzellen enthalten dessen sichtlich weniger, abgesehen von den Fällen der Anhäufung von Reservenahrung, in deren Folge alte Zellen als Fortpflanzungszellen functioniren. Hat die Endzelle oder die ihr nächste Gliederzelle ein bestimmtes Maass der Längsentwickelung erreicht, so erfolgt die Abschnürung ihres protoplasmatischen Inhalts zu zwei Hälften, deren Trennungsfläche auf der Richtung des vorausgegangenen Wachsthums senkrecht steht. Wird ein Seitenast gebildet, so entsteht unter der vorderen Endfläche einer Gliederzelle eine seitliche Auftreibung der Membran, welche sich zu einer paraboloïdisch-cylindrischen Ausstülpung verlängert. Diese Ausstülpung divergirt von der Achse ihrer Trägerzelle bei gewissen Arten, wie Cl. glomerata in einem sehr spitzen, bei anderen wie Cl. fracta in einem minder spitzen, fast rechten Winkel. Nachdem die Ausstülpung eine bestimmte Länge erreichte, schnürt ihr protoplasmatischer Inhalt von dem der Trägerzelle sich ab; zwischen beiden entsteht eine Scheidewand, die zur Achse der Trägerzelle geneigt ist, und deren obere Kante meistens die obere Endfläche der Trägerzelle schneidet. Die Neigung dieser Scheidewand ist abhängig von dem Divergenzwinkel der Ausstülpung und der Trägerzelle. Die Wand steht senkrecht auf der Achse der Ausstülpung; sie ist zur Achse der Trägerzelle stark geneigt, wenn die Ausstülpung mit dieser einen spitzeren Winkel bildet, und umgekehrt. So zeigt sich hier noch schärfer als in den zuvor erwähnten Fällen

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 31.

die Regel, dass die bei der vegetativen Zelltheilung eintretende Abschnürung des Zelleninhalts in einer Ebene vor sich geht, welche zu der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Zellenwachsthums senkrecht ist.

Noch entschiedener zeigt sich die Wanderung des zellenbildungsfähigen Protoplasma bei vielzelligen Pflanzen zusammengesetzteren Baues. Bei allen complicirter organisirten Algen, wie z. B. bei Florideen, Fucaceen, Characeen, — bei allen Muscineen und Gefässpflanzen ohne Ausnahme ist das von Zellvermehrung begleitete Wachsthum auf bestimmte Orte des Organismus beschränkt, welche stetig den Ort verändern, indem die älteren Theile der neu gebildeten Gewebe ihren Gehalt an Protoplasma verlieren, während dieses sich in den jüngsten, in intensivstem Wachsthum begriffenen Zellen häuft. Diese Stellen des Wachsthums und der Zellvermehrung führen den Namen der Vegetationspunkte oder Vegetationsflächen [1]; das Gewebe, aus welchem sie bestehen, wird bezeichnet als Cambium im weitesten Sinne [2] oder als Urparenchym [3] oder Meristem [4]. Es ist ein gemeinsamer Zug der Zellen der Vegetationspunkte, dass sie zart- und weichwandig, und im Vergleich mit den Zellen ausgebildeter Organe desselben Gewächses klein sind; dass in ihnen keine der drei Dimensionen des Raumes erheblich überwiegt. Beträchtliche Bevorzugung der einen Entwickelungsrichtung vor anderen tritt in den Zellen des Meristems erst bei ihrem Uebergang in Dauergewebe ein, bei der letzten Ausdehnung ihrer Häute in Richtung der Fläche, während deren ihr Gehalt an zellenbildungsfähigem Protoplasma, zunächst wenigstens, sich sehr verringert. Die Ortsveränderung der Vegetationspunkte, die Wanderung des in den Zellen des Meristems eingeschlossenen Protoplasma hält in ähnlicher Weise bestimmte Richtungen ein, wie die Gestaltänderung beweglicher Plasmodien, wie das Wachsthum von Vaucherien. Die Räume, welche das von zellbildungsfähigem Protoplasma erfüllte Meristem in successiven Zeitabschnitten einnimmt, können in den complicirteren Fällen vorgestellt werden unter der Form einer Reihenfolge von Segmenten der Mäntel einander ähnlicher Körper von doppelt gekrümmten Flächen, welche um eine gemeinsame Achse geordnet sind. Haben diese Räume die Form von Abschnitten eines Kugelmantels oder eines Paraboloïdmantels, so ist der Querschnitt des aus der Entwickelung des Vegetationspunktes hervorgehenden Organs ein Kreis, vergleichbar dem Faden einer Vaucheria: so bei den meisten Stammorganen von Gefässpflanzen. Ist die Gestalt des Hohlkörpers stark von den Seiten zusammengedrückt, so entwickelt sich das Organ vorwiegend in Richtung einer Ebene, vergleichbar dem Plasmodium eines Myxomyces oder den Zellen einer Valonia: so bei den meisten Blättern. — Tritt innerhalb eines Vegetationspunktes neben der bisher bestandenen Wanderungsrichtung des Protoplasma eine neue ein, oder werden an Stelle der bisher eingehaltenen zwei oder mehrere neue eingeschlagen, so treten secundäre Vegetationspunkte aus dem primären hervor, es erfolgt Verzweigung im weitesten Sinne (welcher die Blatt- und selbst die Haarbildung einschliesst). Bei vielzelligen Gewächsen einfacheren Baues (Algen, Muscineen) kommen nur primäre und secundäre Vegetationspunkte vor. Wachsthum und

1) Casp. Fr. Wolf, theoria generat. Halle 1759, § 18.
2) Schleiden, Grundz. 1. Aufl. 1, p. 221. 3) Schacht, Pflanzenzelle, p. 165.
4) Nägeli, Beitr. z. Bot. 1, 1858, p. 2.

Zellvermehrung gehen nur in der ursprünglichen Richtung, und in den seitlichen Abzweigungen, den Aesten und Blättern vor sich, welche diesen primären Vegetationspunkten unmittelbar entstammen (abgesehen von den Fällen der Brutknospenbildung, wie sie — analog der Entstehung von Brutpflanzen aus alten Gliederzellen von Cladophora — auch bei höheren Algen und bei Muscineen durch späte Entwickelung älterer Zellen vielfach eintritt). Unter den Gefässpflanzen ist die Bildung tertiärer Vegetationspunkte eine häufige Erscheinung. Zellen oder Zellengruppen von Organen, die durch letzte Streckung von Meristemzellen bereits in Dauergewebe übergegangen sind, werden mit bildungsfähigem Protoplasma erfüllt und nehmen Eigenschaften und Functionen eines Meristems oder eines Cambiums an: vielfach bei der Bildung adventiver Wurzeln oder Sprossen, bei der Bildung von Kork, Holz, secundärer Rinde, in den letztgenannten Fällen die einzigen hervorstechenden Ausnahmen von der Durchmessergleichheit cambialer Zellen bietend. Die Richtung der Entwickelung bleibt in vielen Vegetationspunkten — primären, secundären und tertiären — dauernd die nämliche. Sie kann aber auch in die entgegengesetzte umschlagen: so bei der centripetalen Fortentwickelung, dem Weiterwachsen an der Basis, vieler Blätter oder blattähnlich gestalteter Stängelorgane. Und sie kann von verschiedenen Seiten her auf einen Zielpunkt gerichtet sein: von zwei Seiten, centrifugal und centripetal, im Vegetationspunkt der Wurzeln von Gefässpflanzen; von allen Seiten bei der Entwickelung hohler kappenförmiger Organe, wie des helmförmigen Kelchblatts von Aconitum, des Sporns des einen Blumenblatts von Viola. Für alle diese Richtungsänderungen bieten uns die Plasmodien der Myxomyceten wie das Protoplasma einzelner Pflanzenzellen Vergleichungspunkte. Für die geradlinige Umkehr in dem oft wiederholten Umsetzen der Stromrichtung; — für das Hinströmen von mehreren Richtungen her zu einem gemeinsamen Mittelpunkt innerhalb der vorhandenen Masse in der Anhäufung der Substanz an neuen Punkten des Plasmodium. — Für die Zellenvermehrung aller Vegetationspunkte gelten die an dem Beispiel der Cladophora bereits erörterten Sätze, soweit die Erfahrung reicht ausnahmslos. Jeder Zellvermehrung — jeder Zweitheilung des Zellraumes — geht ein Wachsthum der zur Theilung bestimmten Zelle vorauf. Die theilende Scheidewand steht senkrecht auf der Richtung des stärksten vorangegangenen Wachsthums der Zelle — einer Richtung, welche zwar meistens mit dem absolut grösstem Durchmesser der Zelle zusammenfällt, aber nicht nothwendig mit ihm zusammenzufallen braucht (Zellen des holzbildenden oder korkbildenden Cambium z. B.). Das Wachsthum der einzelnen Zellen eines Vegetationspunktes ist geregelt und bedingt durch die, nach Erweiterung oder Erreichung bestimmter Formen hinstrebende Massenzunahme des gesammten Vegetationspunktes. Diese Massenzunahme kann nicht als die Summe der den einzelnen Zellen innewohnenden individuellen Bildungstriebe aufgefasst werden. Denn es erfolgen, wenn durch äussere Einflüsse Gestalt und Entwickelungsrichtungen des Vegetationspunktes modificirt werden, Grössenzunahme und Formänderung in den einzelnen Zellen nur in denjenigem Maasse, welches die allgemeine Wachsthumsrichtung des Vegetationspunktes den einzelnen Zellen giebt. Die Bildung neuer Zellen im Vegetationspunkte ist somit eine Function des allgemeinen Wachsthums, nicht seine Ursache. In dem Maasse, als durch die Volumenzunahme des Vegetationspunktes die Zellen der Region desselben, nach welcher das Protoplasma hin wandert, über eine be-

stimmte Dimension hinaus vergrössert werden, zerklüftet sich ihr protoplasmatischer Inhalt zu neuen Primordialzellen, es erfolgt Scheidewandbildung. So kommt fort und fort während des Wachsthums eines Pflanzentheils seine Fächerung zu Stande, seine Zusammenfügung aus Hohlräumen mit fest werdenden Wänden — das Ideal eines Baues von möglichst grosser Festigkeit bei möglichst geringer Masse.

Die Erfahrungssätze, dass der Zelltheilung in Vegetationspunkten ein Wachsthum der zur Theilung bestimmten Zelle vorangeht, und dass die neu gebildete Scheidewand auf der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Wachsthums senkrecht steht, sind von so durchgreifender Geltung, dass die Anführung zahlreicher Beispiele für sie kaum nöthig erscheint: einige wenige mögen genügen. Die apicalen Vegetationspunkte des platten Stängels von Metzgeria und Aneura, der Blätter und Fruchtanlagen von Laubmoosen besitzen eine einzige Scheitelzelle, welche durch wechselnd nach zwei einander gegenüberstehenden Richtungen geneigte Scheidewände in rascher Aufeinanderfolge getheilt wird, so lange die Spitze des Organs im Zustande des Meristems sich befindet. Unmittelbar vor jeder Theilung sind die beiden Gränzflächen der Scheitelzelle, welche weiter nach Innen gelegenen Zellen angränzen, von ungleicher Länge. Diejenige ist die längere, an welche die neu sich bildende Scheidewand mit entgegengesetzter Neigung sich ansetzt. Der Längsdurchschnitt der Scheitelzelle senkrecht auf ihren Seitenflächen erhält durch die Theilung die Form eines Ellipsenausschnitts mit gleicher Länge der Seiten oder er wird doch dieser Form sehr genähert. Bis zur nächsten Theilung verlängert sich vorwiegend die letztgebildete plane Seitenwand, und die nächst entstehende Scheidewand steht senkrecht auf der Wachsthumsrichtung der Zelle, welche in dieser Wandverlängerung sich ausspricht[1]). Ganz analoge Verhältnisse treten an den, weiterhin zu erörternden, dreiseitig-verkehrt-pyramidalen Scheitelzellen der wachsenden Stängelenden von Laubmoosen und Farrnkräutern mit schräg-dreizeiliger Blattstellung hervor; in der Stellung der Scheidewände des wachsenden Randes der platten Stängel von Pellia, von Marchantieen, auf dem Querschnitt gleichmässig in die Dicke wachsender cylindrischer, aus Meristem bestehender Organe (wie Enden von Stämmen verschiedenster Art), im holz- und korkbildenden Cambium u. s. w. Die Zellen erscheinen in strahlige Reihen geordnet; zwischen den vorhandenen Reihen von Zellen schieben nach der Peripherie hin neue sich ein, wenn die zunehmende Breite der Zellen einer Reihe ein gewisses Maass überschreitet. Besonders auffällig ist die senkrechte Stellung der neuen Scheidewände zur Wachsthumsrichtung da, wo diese Wachsthumsrichtung eine Curve ist. Jede einzelne Wand ist dann senkrecht auf dem von ihr geschnittenen kleinsten Abschnitt der Curve, so dass in einer Reihe solcher Wände jede annähernd radial gegen den Mittelpunkt des von der Curve umschlossenen Raumes gerichtet ist: so beispielsweise auf dem Längsschnitt von Charenblättern (Fig. 31), an jungen Moosblättern auf dem Längs- wie auf dem Querdurchschnitt derselben, in den radialen Reihen der Rindenzellen rasch in die Dicke wachsender Enden von Stämmen oder Wurzeln grösserer Farrnkräuter, wie Pteris aquilina, Aspidium filix mas[2]). Wo das stärkste Wachsthum zur Theilung sich anschickender Zellen in den Richtungen mehrerer von einem gegebenen Punkte ausgehender Radien mit annähernd gleicher Intensität stattfindet, da erhält die neu auftretende Scheidewand die Gestalt einer doppelt gekrümmten Fläche, welche in der Richtung der Convergenz jener Radien concav ist. Sehr anschaulich tritt dies im Wachsthum des Stängelendes der Characeen hervor. Diese Stängel haben eine einzige Scheitelzelle. Unmittelbar nach der Theilung hat die Scheitelzelle die Form einer biconvexen Linse, deren beide Flächen Kugelkappen annähernd gleicher Krümmung sind. Bis zur nächsten Theilung wächst die Zelle, indem ihre freie obere Wand stärker und stärker sich wölbt. Ihr Volumen nimmt zu in Richtung aller der Radien, welche vom Mittelpunkte ihrer nach oben concaven Grundfläche aufwärts strahlen. Dann tritt eine neue Scheidewand auf. In

1) Vergleiche die Abbildungen von Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, Tf. 2; Hofmeister vergl. Unters. Tf. 4, 6, 13, 15. 2) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, Tf. 4—6.

jedem Punkte senkrecht auf einem dieser Radien ist sie nach oben concav, der unteren Wand der Mutterzelle ähnlich gekrümmt. Sie zerlegt die Zelle in eine Scheitelzelle von Form einer biconvexen Linse, und eine Gliederzelle von Gestalt eines Meniskus. Die Gliederzelle streckt sich und verbreitet zugleich ihre Basis. Ihr Wachsthum findet im Allgemeinen von oben nach unten statt, und in den Richtungen der Divergenz aller Radien, welche von einem Punkte oberhalb ihrer Scheitelfläche ausgehen. In der Achse des Stängels ist es am intensivsten; die Concavität der Grundfläche nimmt zu. Hat dieses Wachsthum eine bestimmte Grösse erreicht, so erfolgt die Bildung einer gewölbten Scheidewand, welche nach oben convex, die Gliederzelle in eine biconvexe untere Tochterzelle (Anlage einer Zwischenknotenzelle des Stängels) und eine biconcave obere Tochterzelle (Anlage eines Stängelknotens) theilt. Analog bei der Entwickelung der Blätter, nur dass hier eine ganze Reihe von Gliederzellen angelegt wird, bevor die Theilung derselben in biconvexe Zwischenknotenzellen und biconcave Knotenzellen erfolgt, und dass in den obersten Zellen jedes Blattes diese Theilung überhaupt unterbleibt.

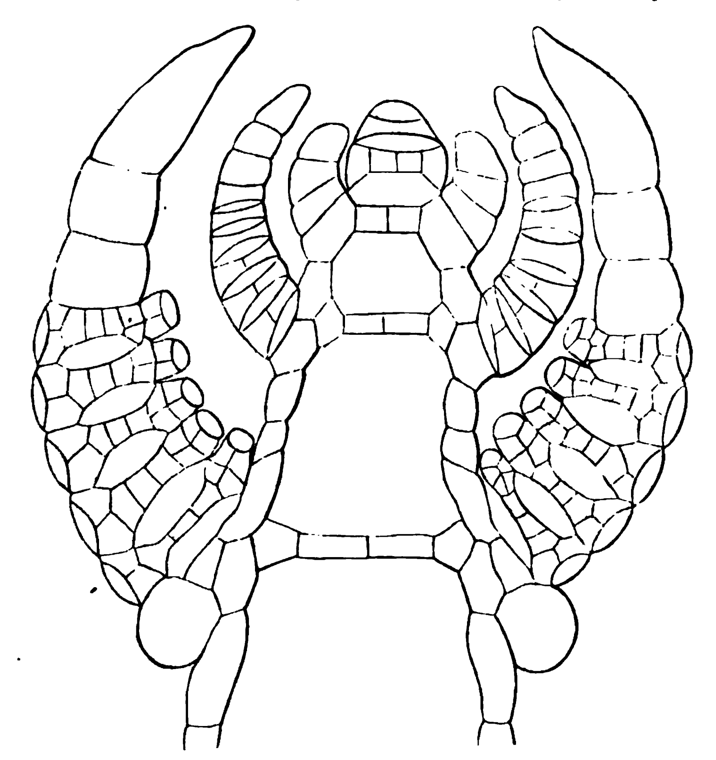
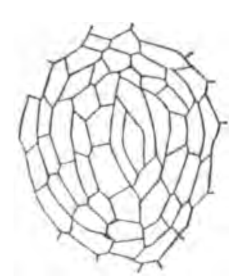


Fig. 31.

Eine verwandte Erscheinung kommt in Zellen vor, welche stetig wiederholt durch wechselnd nach zwei entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände sich theilen, und deren Durchmesser parallel den neu auftretenden Scheidewänden den Durchmesser senkrecht auf diesen Scheidewänden weit übertrifft. In solchen Zellen sind aber die Scheidewände einfach gekrümmte Flächen; sie haben die Form von Abschnitten des Mantels eines gestutzten Kegels.

Fig. 31. Endknospe der Chara hispida im axilen Längsdurchschnitte. Die jüngste Gliederzelle unterhalb der biconvexen Scheitelzelle ist bereits in eine biconcave obere und biconvexe untere Tochterzelle getheilt. In den analog wachsenden Blättern tritt die entsprechende Theilung beträchtlich weiter rückwärts von der Scheitelzelle ein.

So z. B. in den Scheitelzellen der Stängelenden bei Pteris aquilina[1]), Polypodium vulgare und Dryopteris in der Nähe der Bildungsstätte von Blättern, Niphobolus rupestris[2]), Fissidens taxifolius[3]). Nach jeder Theilung nimmt die Breite der Scheitelfläche der Zelle, welche die Gestalt eines von zwei Kreisbögen eingeschlossenen Stückes einer Kugelfläche besitzt, in Richtung sämmtlicher Radien zu, die vom Mittelpunkt der einen Kante dieser Fläche zur gegenüberstehenden Kante hin gehen; und entsprechend ist die Zunahme des queren Durchmessers der Zelle in allen Höhen. Auf allen diesen Radien steht die neu auftretende Scheidewand senkrecht; sie ist somit ein Stück einer Kegelfläche, mit ihrer Concavität der entgegengesetzt gekrümmten Kegelfläche zugewendet, als welche die andere Seitenwand der Scheitelzelle sich darstellt.


Fig. 32.

Falls die Intensität des Wachsthums eines vielzelligen Vegetationspunktes in den Richtungen aller von einem Punkte in seinem Inneren zu seiner Aussenfläche gezogenen Radien gleichmässig ist, so nähert sich seine Gestalt der eines Kugelabschnitts, und seine Zellen sind in nach Aussen strahlende Reihen fächerähnlich geordnet. Die des Scheitelpunktes unterscheiden sich nicht merklich von den etwas tiefer stehenden; es tritt nicht eine einzige Scheitelzelle hervor. Diese Art der Anordnung der Zellen eines Vegetationspunktes findet sich beispielsweise bei den Fruchtanlagen der Jungermannieen, welche vier Scheitelzellen von Form der Quadranten einer Halbkugel besitzen, die wiederholt durch transversale Wände sich theilen[4]); bei Lycopodium Selago[5]), inundatum, clavatum, bei Tradescantia virginica; bei einer Massenzunahme des Vegetationspunktes ganz vorwiegend in einer einzigen Ebene in den platten Stängeln der Marchantieen, von Pellia epiphylla, den Blättern vieler Jungermannieen, den Prothallien der Polypodiaceen. Ist die Massenzunahme der Scheitelstelle eines Vegetationspunktes dagegen rascher als die der nächsten Umgebung desselben, so wird der Vegetationspunkt eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen. So die Stängel und Blätter der Laubmoose, Farrnkräuter, Selaginellen, von Psilotum, der Cycadeen, Cupressineen, Abietineen, Gräser, der Robinia u. v. A.[6]).

Der Gang des Wachsthums eines gegebenen Pflanzenorgans zeigt für eine und dieselbe Pflanzenart die nämliche Uebereinstimmung der einzelnen individuellen Fälle untereinander, wie die fertige Form. Im Vegetationspunkte eines vielzelligen Organs besitzen überall die Zellen annähernd gleiche Form und Anordnung: sie treten in bestimmter Reihenfolge aus dem Zustande der Vermehrungsfähigkeit in den der Streckung und der Dauer über. Die Ordnung und Aufeinanderfolge der Zellen des Vegetationspunktes eines Organs lässt sich demnach in einer bestimmten Regel ausdrücken, deren Geltung eine um so ausnahmslosere ist, je einfacheren Bau das Organ hat.

Die Regelmässigkeit der Anordnung der Zellen der Vegetationspunkte ist zuerst von Nägeli klar erkannt, und durch ihn sofort eine Bezeichnungsweise derselben aufgestellt werden[7]). Er nennt die Zelle oder die Zellen eines Vegetationspunktes, welche den Ort der raschesten Mas-

Fig. 32. Ansicht von oben des Zellennetzes eines Stammendes von Pteris aquilina. In der Mitte die Scheitelzelle, links davon die jüngste, rechts die zweitjüngste von der Scheitelzelle abgeschiedene Gliederzelle; die letztere bereits in drei Tochterzellen getheilt.

1) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 623. 2) Derselbe, vergl. Unters. Tf. 16, f. 21.
3) Lorentz, Studien üb. Moose, p. 6. 4) Hofmeister, vergl. Unters., p. 18, 38.
5) Cramer in Nägeli, Pflanzenphys. Unters., 3, p. 10.
6) Derselbe in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 648.
7) Nägeli in Zeitschr. f. wiss. Bot. 2. 1845, p. 123.

senzunahme (die Spitze) desselben einnehmen, also die Scheitelzelle oder die Scheitelzellen desselben, die primären Zellen, insofern sie in stetiger Wiederholung in Tochterzellen der Art sich theilen, dass die obere Theilhälfte aufs neue zur Scheitelzelle, die untere zur Gliederzelle wird. Die primäre Zelle bezeichnet er mit I. Die Gliederzellen heissen secundäre Zellen (= II). Theilen sich die secundären Zellen in Tochterzellen, welche verschiedenen Antheil am ferneren Wachsthum des Vegetationspunktes nehmen, so heisst diejenige, deren Verhalten dem der secundären Zelle ähnlich ist, welche direct von der primären Zelle abstammt, eine secundäre Zelle zweiten Grades (= II^2), die andere eine tertiäre Zelle (= III). — Theilt sich eine secundäre Zelle in zwei Tochterzellen ganz gleichen Verhaltens, so heissen diese erste und zweite Tochterzelle nächst höheren Grades (= 1 II^2 + 2 II^2). Die Bezeichnungen primär, secundär, tertiär, quaternär u. s. f. (Ordnungszahlen) werden je nach der Function den Zellen des Vegetationspunkts beigelegt; die Exponenten hinter den diese Bezeichnungen ausdrückenden römischen Ziffern geben den Grad der Generation der Zelle in Bezug auf eine gegebene primäre Zelle ersten Grades an (ob Tochter-, Enkel-, Urenkelzelle); die Coefficienten geben an, in welcher Zahl Zellen gleicher Function im Vegetationspunkte und weiterhin im Organe vorhanden sind. Um anzugeben, dass eine Zelle gegebener Ordnung in eine Zelle höheren Grades derselben Ordnung und in eine Zelle nächst höherer Ordnung sich theilt, schreibt Nägeli z. B.

$$I^n = I^{n+1} + n\,II$$

oder im concreten Falle

$$\begin{aligned} I^1 &= I^2 + 1\ II^1 \\ I^2 &= I^3 + 2\ II^1 \\ II^2 &= II^3 + 1\ III^1 \\ III^1 &= III^2 + 1\ IV^1 \text{ u. s. f.} \end{aligned}$$

Ausdrücke, die auf den ersten Blick wie mathematische Formeln aussehen, die aber nichts weiter besagen, als dass eine Zelle sich in Tochterzellen ungleicher Function theilt. — Ueber die Anordnung und Form des Vegetationspunkts im Ganzen wie seiner einzelnen Zellen besagen sie schlechthin nichts. Ich habe den Versuch gemacht, auch für diese Verhältnisse Ausdrücke zu geben [1]; — es geht nothdürftig für wenigzellige Organe, bedingt aber ganz verwickelte Bezeichnungen für zusammengesetztere. Nach Erlangung der Erfahrung, dass die Theilungswände in allen einzelnen Zellen eines Vegetationspunktes senkrecht auf der Richtung intensivster Volumenzunahme des Theiles des Vegetationspunktes stehen, welchem die betreffende Zelle angehört, bedarf es dessen nicht mehr. Die Bezeichnung der allgemeinen Wachsthumsrichtungen des Vegetationspunkts, der Zahl und des Orts der sich theilenden Zellen geben ein genügend anschauliches Bild des Entwickelungsganges.

Die Literatur des Gegenstands findet sich ausser den bereits citirten an folgenden Stellen:

Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, p. 121—209; 3 und 4, p. 207 ff.
Nägeli, Die neueren Algensysteme. Zürich 1847.
Hofmeister, Vergl. Unters. a. versch. O.
Nägeli, System. Uebersicht der Ersch. im Pflanzenreich. Freibg. 1853, p. 19.
Cramer in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. 3, 4. Zürich 1855, 57.
Nägeli in ders. Samml. 1, p. 69—84.
Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 259.

Der Beweis des Satzes, dass die Wachsthumsvorgänge eines Vegetationspunktes in seiner Gesammtheit das Ursächliche und Bestimmende, dass das Wachsthum und somit die Theilung, Form und Anordnung seiner Zellen das Abgeleitete und Bedingte sind, — dieser Beweis folgt aus den Aenderungen von Form und Ordnung der Zellen des Vegetationspunktes, welche eintreten, wenn die gesammte Gestalt des Vegetationspunktes durch Einflüsse geändert wird, welche von ausserhalb denselben treffen.

1) Hofmeister, Entst. d. Embryo, p. 64.

Wachsende Vegetationspunkte sind eine plastische Masse. Die noch nicht völlig erhärteten Zellwände folgen passiv äusseren Einflüssen, der Schwerkraft z. B., oder einem Drucke, indem sie unter Umständen nach den Formen ihnen angränzender fester Körper sich modeln [1]). Für die Form von Vegetationspunkten bestimmend ist vielfach auch die Stellung und das Maass der Entwickelung aus ihnen hervorgesprosster appendiculärer Organe; insbesondere die von Blättern auf das Ende der Achsen, an welchen sie entstanden. Achsenenden, welche deutlich eine einzige Scheitelzelle erkennen lassen, zeigen in allen bekannten Fällen die Seitenflächen dieser Scheitelzelle zu den Richtungen stärksten Dickenwachsthums des Stängels senkrecht stehend. Da dieses stärkste Dickenwachsthum in der grossen Mehrzahl der Fälle mit den Mittelebenen der dem Stängelende nächsten Blattanlagen zusammenfällt, so sind in der Regel jene Seitenflächen der Stängelscheitelzelle den Flächen (der Richtung des alle andere Volumenzunahme weit überwiegenden Breitenwachsthums) der nahe stehenden jüngsten Blätter parallel gestellt, diese Wände den Vorderflächen der jüngsten Blätter zugewendet. Somit erscheint die Form der Scheitelzelle bedingt durch die Anordnung der Blätter. Sie ist zweischneidig bei zweizelliger Blattstellung: bei Niphobolus rupestris [2]), Pteris aquilina (Fig. 33), Secale cereale [3]); verkehrt-dreiseitig-pyramidal bei dreizeiliger Blattstellung, sei diese gerade- oder schrägzeilig: z. B. bei Aspidium filix mas, Asplenium felix femina, Struthiopteris germanica, Robinia Pseudacacia, Zamia longifolia, Pinus [4]), Equisetum [5]) (jeder Blattwirtel entwickelt zuvörderst drei Blätter; in den Ausnahmefällen viergliedriger [2 + 2gliedriger Wirtel ist die Scheitelzelle zweischneidig [6])): Sphagnum [7]), Climacium dendroides, Hypnum cupressiforme und alopecurum, Orthotrichum affine, Catharinea undulata, Polytrichum juniperinum, Frullania dilatata, Madotheca platyphylla, Calypogeia Trichomanes, Alicularia scalaris [8]), Fontinalis antipyretica [9]). Bei ringförmiger Umschliessung des Achsenendes durch die Basis des noch ganz jungen, und in seiner Mittellinie nicht sehr beträchtlich in die Dicke wachsenden Blattes ist es die Art des Dickenwachsthums des Stammes allein, welche in Uebereinstimmung mit der Form der Scheitelzelle desselben steht. Bei den Isoëten entstehen die Blätter stängelumfassend und in sehr langsamer Succession. Die Form der Scheitelzelle lässt keine unmittelbare Beziehung zu ihrer Stellung erkennen. Das Dickenwachsthum des Stängels ist aber nach zwei oder drei Richtungen ein Maximum, nach zwei oder drei mit jenen sich kreuzenden Richtungen ein Mini-

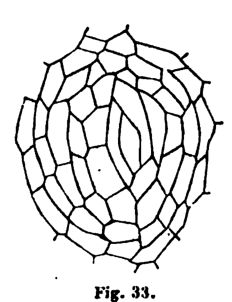


Fig. 33. Vegetationspunkt eines Stammes von Pteris aquilina, von oben gesehen. In der Mitte der Zeichnung die Scheitelfläche der zweischneidigen Terminalzelle.

1) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 100.
2) Derselbe, vergl. Unters. Taf. 16, f. 21.
3) Derselbe in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 643.
4) Derselbe a. a. O.
5) Cramer in Nägeli u. Cramer, Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 22.
6) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 4, Taf. 19, f. 4.
7) Nägeli, Pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 77.
8) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 274, 275.
9) Lorentz, Studien üb. Laubmoose, Lpz. 1863, p. 17.

mum. Die Stämme werden zwei- oder dreilappig. Formen mit zweilappigen, einfurchigen Stämmen haben zweischneidige, solche mit dreifurchigen Stämmen dreiseitige Scheitelzellen der Stämme. Die Seitenflächen der Scheitelzellen sind stets den Stammfurchen zugewendet[1]). — In den zweischneidigen Scheitelzellen sind die neu entstehenden Theilungswände wechselnd geneigt, wechselnd je einer und der anderen Seitenfläche zugewendet und diesen nahezu parallel. Die Gliederzellen greifen treppenartig gestuft in einander; ihre Mittellinien (die Durchschnittslinien einer durch ihre Mitte und die Achse des Organs gelegten Ebene mit ihren Wänden) liegen im ganzen Organ in einer Ebene. Dreiseitig-pyramidale Scheitelzellen werden durch Wände getheilt, welche successiv den Seitenwänden in der Aufeinanderfolge ihres Aneinandergränzens zugewendet sind. Die so entstehenden Gliederzellen sind in eine schraubenlinige Reihe geordnet, deren Richtung derjenigen des Grundwendels der Blattstellung stets gleichsinnig ist. Sie stehen in drei der Achse parallelen Längsreihen, wenn die Blattstellung eine geradlinig dreizeilige ist (so z. B. bei Frullania dilatata, Fontinalis antipyretica). Bei schräg dreizeiliger Blattstellung zeigt sich eine Uebereinstimmung der Anordnung der Gliederzellen und der Blätter auch in dem gleichen Grade der Schrägheit der dreizähligen Blattwendel und der drei Reihen von Gliederzellen; eine Uebereinstimmung, die ihren Ausdruck in der Gleichheit der Winkel der Seitenflächen der dreiseitigen Scheitelzelle mit der Hälfte der Divergenzwinkel der Blattstellung findet. Die Scheitelansicht solcher Zellen stellt meistens ein gleichschenkliges Dreieck dar. Die Anordnung der Zellen lässt sofort erkennen, dass dieses von den drei jüngsten Gliederzellen, bezüglich den von solchen abstammenden Tochterzellen, in der Weise umgeben ist, dass der eine Schenkel des Dreiecks der jüngsten, der zweite der ältesten, die Basis der zweitjüngsten dieser Zellen angränzt. Die grösseren Farrnkräuter mit schräg dreizeiliger Stellung der Blätter, wie Aspidium filix mas und spinulosum, Asplenium filix femina, lassen diese Verhältnisse namentlich deshalb besonders leicht erkennen, weil auf der Haut, welche die festen, freien Aussenwände der oberflächlichen Zellen des Stammendes darstellen, wenn durch Schaben unter dem Präparirmikroskope das innere Gewebe des Vegetationspunkts, die weicheren Zellhäute und der Zelleninhalt entfernt werden — weil auf dieser Haut der Verlauf der als Leisten nach Innen vorspringenden Berührungskanten der Seitenwände der Oberflächezellen mit den Aussenwänden mit grösster Schärfe und Bestimmtheit verfolgt werden kann. Die Messungen der Länge der Basis und des jüngsten Schenkels des gleichschenkligen Dreiecks, als welches die Scheitelfläche der Gipfelzelle des Vegetationspunktes sich darstellt, ergeben Winkelverhältnisse, welche zur Blattstellung des betreffenden Stammes in unzweifelhafter Beziehung stehen. Jeder der Grundwinkel jenes gleichschenkligen Dreiecks entspricht der Hälfte der kleinen Divergenz der Blattstellung; der Scheitelwinkel entspricht der Hälfte der Differenz zwischen der grossen und kleinen Divergenz. So war bei 21 verschiedenen Vegetationspunkten von Farrnstämmen, sämmtlich mit $^{5}/_{13}$ Blattstellung, die theils von Aspid. filix mas, theils von Asp. spinulosum, theils von Aspl. filix femina genommen waren, dieses Verhältniss = 1 : 1,101 bis = 1 : 1,128; im Mittel = 1 : 1,1094. Ein Dreieck von solchen Seitenlängen hat Grundwinkel von

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 4, p. 159.

69° 13′ 53,3″, und einen Scheitelwinkel von 41° 32′ 13,4″. Ein gleichschenkliges Dreieck, begränzt durch die Chorden zweier Bögen von der Grösse der kleinen Divergenz der $^5/_{13}$ Stellung = $^5/_{13}$ des Stängelumfanges (Bögen von 138° 27′ 41,53″) und die Chorde eines Bogens von der Länge der Differenz der grossen und kleinen Divergenz der $^5/_{13}$ Stellung (= $^8/_{13} - {}^5/_{13} = {}^3/_{13}$ des Stängelumfanges, eines Bogens von 83° 4′ 36,94″) hat einen Scheitelwinkel von 41° 32′ 18,47″ und Grundwinkel von 69° 13′ 50,765″; das Verhältniss der Länge seiner Basis zu der eines der Schenkel ist = 1:1,4067. Man sieht, die Uebereinstimmung ist eine sehr vollständige. Sie beschränkt sich nicht auf Scheitelzellen von Farrnstämmen mit $^5/_{13}$ Stellung der Blätter, sondern sie ist auch bei solchen mit $^3/_8$, $^8/_{21}$ und $^{13}/_{34}$ Stellung constatirt; ebenso bei phanerogamen Gefässpflanzen von sehr verschiedenartiger Blattstellung, wie Pinus Abies L., Pinus balsamea, Zamia longifolia, Robinia Pseudacacia [1]). Die in die Augen springende Beziehung zwischen den Winkelverhältnissen der Scheitelzelle und denen der Blattstellung kann nicht dadurch zu Stande kommen, dass die in der Scheitelzelle neu auftretenden Scheidewände mit den beiden Seitenwänden, welche von ihnen geschnitten werden, mit der einen einen Winkel von der Hälfte der kleinen Divergenz der Blattstellung, mit der anderen von der Hälfte der Differenz der grossen und kleinen Divergenz bilden. Denn dann müssten die freien Aussenflächen der jüngsten Gliederzellen trapezoïdische Umrisse haben, an der hinteren Kante bedeutend breiter sein als an der vorderen. Die Beobachtung zeigt aber, dass sie bei den Farrnkräutern parallelogrammatische Gestalt haben. Somit bleibt nur übrig, dass zwischen je zwei Theilungen die Form der Scheitelzelle in der Art verschoben werde, dass der spitzere Winkel ihrer Seitenflächen sich soweit öffne, der eine der beiden offneren Winkel soweit sich zuspitze, das jener das grössere, dieser das kleinere der geforderten Maasse von Winkeln erreiche. Für diese Voraussetzung spricht auch, dass bisweilen, wiewohl selten, bei jenen Farrnkräutern Scheitelflächen von Stammesendzellen angetroffen werden, welche der Form gleichseitiger Dreiecke sich nähern oder bei denen die Länge der ältesten Kante die der jüngsten übertrifft. Solche Scheitelzellen sind von ganz hervorstechender Grösse. Ihr seltenes Vorkommen spricht dafür, dass der betreffende Entwickelungszustand rasch durchlaufen werde [2]). Dies Alles lässt

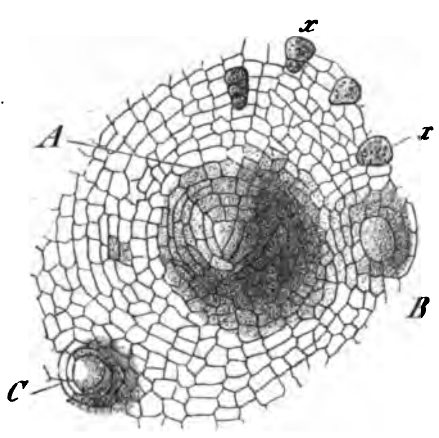


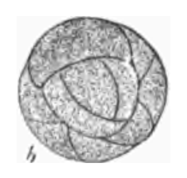
Fig. 34.

Fig. 34. Endknospe eines Stammes von Aspidium spinulosum mit linksumläufiger $^5/_{13}$ Stellung der Blätter, von oben gesehen. *A.* die Stelle, an welcher das jüngste Blatt sich bilden wird. *B.* Anlage des zweitjüngsten, *C.* des drittjüngsten Blattes. *xx.* Anlagen von Spreuhaaren.

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 637, 644.
2) Hofmeister a. a. O. p. 640.

schliessen, dass die Scheitelzelle nach jeder Theilung[1]) ganz vorwiegend in der Richtung senkrecht zur letztgebildeten Scheidewand an Umfang zunehme. Diese Wand bildet durch ihre obere Kante im Momente der Theilung einen der Schenkel des gleichschenkligen Dreiecks der Scheitelfläche. Bis zur nächsten Theilung wird sie von der Längenzunahme der oberen Kante der beiden anderen Seitenwände weit überholt, so dass diese nun die Schenkel, jene die Basis des Dreiecks darstellen. Die Vorstellung einer derartigen Verschiebung der Form der Scheitelzelle ist auch wohl vereinbar mit der in aufsteigender Schraubenlinie um den Stamm fortschreitenden Massenzunahme der Gewebe, deren Zellen von der Vermehrung der von der Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen abstammen.

Zu gleichen Ergebnissen führt mit noch grösserer Sicherheit die Untersuchung der wachsenden Stammspitze von Laubmoosen mit schräg dreizähligen Blattwendeln. Bei diesen, z. B. bei Sphagnum cymbifolium, Hypnum alopecurum, Climacium dendroïdes, wird jede von der einzigen dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle des Stängels abgeschiedene Gliederzelle zur Anfangszelle eines Blattes. Jede solche Gliederzelle umfasst etwas mehr als ein Drittel des Stängelumfanges. Bei Betrachtung von oben erkennt man deutlich, dass die Sehne des Bogens, als welcher die Berührungskante ihrer der Scheitelzelle zugekehrten Seitenwand mit der Aussenfläche des Stängelendes sich darstellt, der Sehne ihrer gegenüberstehenden, unteren Kante parallel ist; bei flacherer Form der Endknospe überzeugt man sich leicht von dem völligen Parallelismus der oberen und der unteren Seitenwand der jüngsten Gliederzellen. Wäre nun bei der Aufeinanderfolge der Theilungen der Terminalzelle je die dritte Wand der drittletztgebildeten parallel, so müssten die Blätter, da jede Gliederzelle ein Blatt hervorbringt, in drei verticalen Längsreihen am Stängel stehen. Aber schon die jüngsten Blattanlagen halten genau die specifisch eigenthümliche Blattstellung der betreffenden Art ein: bei Sphagnum z. B. eine meist linksumläufige $^2/_5$ oder $^3/_8$, bei Hypnum alopecurum $^3/_8$ Stellung. Nach alledem ist es nicht anders möglich, als dass die Scheitelzelle des Stängels zwischen je zwei Theilungen ihre Form in der Weise ändert, dass jede neue Gliederzelle, welche durch Auftreten einer den Seitenflächen parallelen Theilungswand von der Scheitelzelle abgeschieden wird, von der nächstzuvor gebildeten Gliederzelle um denselben Maasstheil des Stängelumfanges entfernt steht, wie ein Blatt von



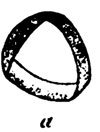


Fig. 35.

Fig. 35. Zwei seitliche Knospen des Hypnum (Thamnium) alopecurum, durch der Achse des Hauptstamms parallele Schnitte blos gelegt und in der Scheitelansicht gesehen. *a.* ganz junger, noch blattloser, *b.* etwas älterer Zustand; bei welchem die Blattbildung beginnt.

---

1) Möglicherweise auch erst nach je zwei Theilungen. Bisweilen erhält man mikroskopische Bilder, in denen zwei aufeinander folgende secundäre Zellen den beiden Schenkeln der dreieckigen Scheitelfläche der Terminalzelle angränzen (vgl. Hofmeister a. a. O. Tf. 6, f. 3). Es ist denkbar, dass in demselben Vegetationspunkte successiv bald der eine, bald der andere Fall eintrete.

dem nächst tieferen. Auch hier zeigt die directe Beobachtung, dass die Scheitelfläche der Endzelle unmittelbar nach, also auch unmittelbar vor jeder Theilung die Form eines gleichschenkligen Dreiecks hat, dessen einer Schenkel die letztgebildete Scheidewand ist. Die Formenänderung während der Grössezunahme der Zelle zwischen je zwei Theilungen muss somit auch hier in der Weise erfolgen, dass das Wachsthum der Zelle ganz vorwiegend in der Richtung rechtwinklig auf der letzt entstandenen Scheidewand vor sich geht. Die dreieckige Scheitelfläche verschiebt sich so, dass diese jüngste Kante bei der nächsten Theilung als Basis des gleichschenkligen Dreiecks sich darstellt. Die Uebereinstimmung der definitiven Winkel der Scheitelfläche mit denen der Divergenz der Blattstellung ist dabei selbstverständlich. Es steht zwar die nächst entstehende Scheidewand nicht senkrecht auf der Richtung, in welcher zwischen zwei Theilungen der Querschnitt der Scheitelzelle am stärksten zunimmt. Aber es wächst die Scheitelzelle von Theilung zu Theilung auch nach aufwärts, und zwar — wie der Augenschein zeigt — in der Weise, dass sie in einer zur zunächst sich bildenden Wand senkrechten Richtung ihren Durchmesser am beträchtlichsten vergrössert. Dieses Wachsthum übertrifft an Intensität die Erweiterung des Querschnitts, und von ihm wird die Stellung der neu auftretenden Wand vorzugsweise bedingt.

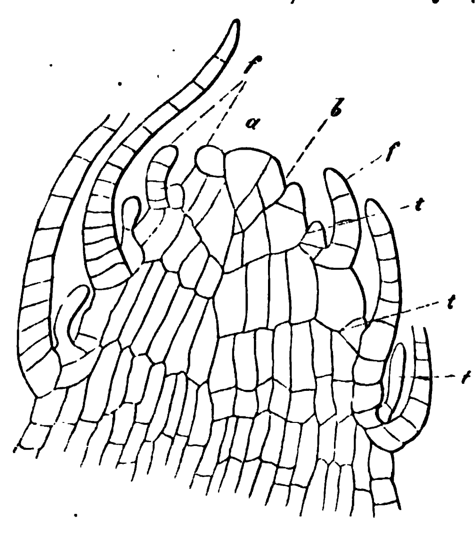


Fig. 36.

So bei Laubmoosen mit schlank kegelförmigen Endknospen. Bei Formen, deren Stängelende abgeplattet, fast plan ist, und deren Blätter sehr rasch in die Breite wachsen, z. B. bei Polytrichum formosum, wird die Entwickelung in Folge des starken Ueberwiegens des Dickenwachsthums über das Längenwachsthum etwas modificirt. Die Aussenflächen der von der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen haben nur unmittelbar nach Auftreten der Theilungswand in jener parallele obere und untere Kanten. Das Breitenwachsthum des Grundes derjenigen Blätter, welche bereits etwas weiter über die Oberfläche des Stängelendes hervorragen, ist weit intensiver, als das Längenwachsthum des Knospenendes oberhalb derselben. Jene Blätter bilden einen dreigliedrigen Umgang der (nach $^3/_8$ geordneten) Blattspirale, und schliessen einen dreieckigen Raum ein, welcher die Scheitelzelle des Stängels, und deren drei jüngste Tochterzellen zu enthalten pflegt. Ihr Breitenwachsthum ist in der einen (in Bezug auf die Richtung der Blattspirale vorderen) Längshälfte der Basis leb-

Fig. 36. Genau axiler Längsdurchschnitt der Endknospe eines Hauptstamms des Hypnum (Thamnium) alopecurum. *a*. Scheitelzelle. *b*. Zellengruppe, welche aus Theilung der jüngsten Zelle zweiten Grades entstand. *f*. Blätter. *t*. Haare.

hafter, als in der anderen. Dadurch wird der eingeschlossene dreieckige Raum nicht allein erweitert, sondern auch verschoben, und es werden die hinteren Enden der jüngeren Gliederzellen in die Breite gezogen, so dass die freien Aussenflächen derselben trapezoïdische Gestalt erhalten. Der Unterschied von dem Hergange bei den schlanken Stängelenden von Hypnen und Sphagnen beschränkt sich darauf, dass schon vor der ersten radialen Theilung der jüngsten Gliederzellen das Fortschreiten der Massezunahme des Stängels von unten nach oben in Richtung des kurzen Weges der Blattstellung durch Aenderung der Form des Durchschnitts senkrecht auf die obere und untere Fläche (der Form der freien Aussenwand) in ihnen hervortritt (Fig. 37).



Fig. 37.

Das weitverbreitete Verhältniss mag, zunächst hypothetisch, in folgender Weise ausgedrückt werden. Das Breitenwachsthum der jüngsten, dem Stängelende nächsten Blätter verzerrt nach bestimmten Richtungen das Gewebe der Endknospe. Die Gewebe beider, der Blätter und des Achsenendes stehen in unlösbarer Verbindung. Die unmittelbare Beobachtung zeigt, dass meist die Massenzunahme der eben neu angelegten Blätter in Richtung ihrer Breite schneller vor sich geht, als die Massenzunahme des Achsenendes in Länge und Dicke. Daraus resultirt eine Zerrung des Gewebes des Achsenendes in den Richtungen parallel den Blattflächen. Dem Achsenende, einschliesslich seiner Scheitelzelle, wohnt

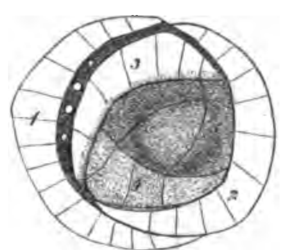


Fig. 38.

Fig. 37. Endknospe des Stängels von Polytrichum formosum im Längsdurchschnitt.

Fig. 38. Endknospe des Stängels von Polytrichum formosum, von oben gesehen. In der Mitte der Zeichnung die dreieckige Scheitelfläche der Endzelle des Stammes. Die Gruppen der Nachkommenschaft der von ihr abgeschiedenen Zellen II. Grades sind mit den Ziffern 6,5 . . rückwärts bis 1 bezeichnet. Vor der Blattanlage 1 einige Haare, in der Ansicht von oben als Kreise erscheinend.

1) Lorentz hat diese Vorgänge in anderer Weise aufgefasst (Studien üb. Moose, p. 21): die in der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle des Stängels auftretenden Theilungswände seien deren Scheitelwänden nicht parallel, »sondern es fällt (bei der Scheitelansicht) das eine Ende der neuen Wand nahezu in den inneren Winkel des Dreiecks, ein wenig diesseits desselben nach der neuen (d. i. künftigen) Scheitelzelle zu, das andere Ende aber halbirt beiläufig die dem eben erwähnten Winkel gegenüber liegende Wand.« Mikroskopische Bilder, welche dieser Beschreibung entsprechen, erhielt auch ich bisweilen. Da aber, und häufiger als sie, solche vorkommen wie der hier beigegebene Holzschnitt sie wieder giebt, so ist es klar, dass sie nur darauf beruhen, dass die Präparation das Objekt unmittelbar vor Entstehung einer neuen Theilungswand getroffen hat. Lorentz's Abbildung Tf. 4, f. 8 zeigt abweichend von seiner Beschreibung die breite Seitenkante der trapezoïdisch gewordenen Aussenfläche der Gliederzellen nach vorn, je nach der jüngeren Zelle hin gerichtet. Nie finde ich, bei sehr zahlreichen Untersuchungen ein derartiges Vorkommen; und ich möchte annehmen, dass in jener Zeichnung ein Versehen in Bezug auf die Richtung der Blattspirale obwaltet.

aber auch ein selbstständiges Wachsthumsstreben inne. Die Erscheinungen, die an blattlosen Achsen solcher Pflanzen hervortreten, die sowohl beblätterte als absolut blattlose Sprossen hervorbringen (Psilotum triquetrum, Nephrolepis splendens, Fissidens bryoïdes, Schistostega osmundacea z. B.) lassen schliessen, dass jenes eigene Wachsthum ihres Achsenendes in allen radialen Richtungen gleichmässig sei. Denn bei Psilotum haben die absolut blattlosen, als Wurzeln functionirenden unterirdischen Achsen stets gleichseitig dreieckige Scheitelflächen der Terminalzellen; das Gleiche gilt von den blattlosen Ausläufern von Nephrolepis [1]), den noch blattlosen Stängelanlagen, welche auf dem Protonema von Fissidens und Schistostega unterirdisch angelegt werden (vergl. Fig. 39). Zweischneidige Form der Terminalzelle eines Vegetationspunktes, welcher appendiculärer Organe entbehrt, kommt nur vor entweder bei sehr vorwiegendem Breitenwachsthum des Organs (so bei Laubmoosblättern) oder bei sehr intensivem Längenwachsthum der von der Scheitelzelle eingenommenen Region pendelartig hin und her schwankender Richtung; so bei Anlagen von Laubmoosfrüchten, bei Salvinia. Ist dieses Wachsthum von passiven Dehnuugen der wachsenden Gewebe begleitet, so wird es sich am intensivsten in den Richtungen senkrecht auf diese Dehnungen äussern müssen. Die Scheitelzelle wird also vorwiegend in Richtungen senkrecht auf die Vorderflächen der jüngsten Blätter im Durchmesser zunehmen. Auf dieser Richtung stehen dann die neu auftretende Scheidewand vertical.

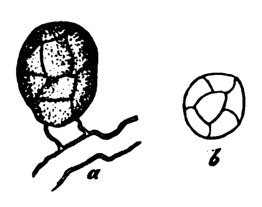


Fig. 39.

Die thatsächliche Richtigkeit dieser Anschauung ergiebt sich aus der Erfahrung, dass bei Modification oder bei Aufhebung der Beeinflussung des Vegetationspunktes eines Stängels durch die ihm benachbarten jüngsten Blätter auch die Anordnung seiner Zellen sich ändert. Zwar lässt eine Reihe hieher gehöriger Thatsachen auch den Ausdruck zu, dass die Aenderung der Form und Theilungsweise der Scheitelzelle einerseits, die Aenderung der Stellung der neu auftretenden Blätter oder die Aenderung der Verdickungsart des Stammes andererseits gleichzeitige Aeusserungen eines und desselben Bildungstriebes seien, von denen nicht die eine als nächste Ursache der anderen betrachtet zu werden braucht. So die, den Aenderungen der Divergenzwinkel der Blattstellung entsprechende Aenderung der Kantenwinkel der Stammscheitelzelle von Sämlingen des Aspidium filix mas, beim Uebergange der $\frac{1}{2}$ Stellung der ersten Blätter in die $\frac{2}{5}$, dann in die $\frac{5}{13}$ Stellung [2]), so die Drei-


Fig. 40.

Fig. 39. Unterirdische Anlage eines Stämmchens des Fissidens bryoïdes. a. Ansicht von der Seite der einer Haarwurzel aufsitzenden jungen Achse. b. Scheitelansicht derselben.

Fig. 40. Junges Stämmchen des Fissidens bryoïdes bei schwacher Vergrösserung. Die (unterirdisch angelegt gewesenen) unteren drei Blätter stehen dreizeilig; die beiden oberen treten in die zweizeilige Anordnung ein.

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 5, Tf. 9, f. 3. 2) Derselbe a. a. O.

seitigkeit der Scheitelzelle des Stammes an dreifurchigen Stämmen der Isoëtes lacustris, die Zweischneidigkeit derselben an zweifurchigen Stämmen derselben Art. Bedeutungsvoller aber ist eine andere Classe von Erscheinungen. Die Scheitelzelle des kriechenden Stammes von Polypodium Dryopteris, dessen in weiten Entfernungen von einander stehende Blätter ausnahmslos in zwei der Stammachse parallelen Längszeilen stehen, hat bald eine zweischneidige bald eine dreiseitig pyramidale Form[1]). Die erstere Form der Scheitelzelle findet sich an Stängelenden, von den nur wenig entfernt die Anlage eines jüngsten Blattes steht, der zweite an solchen, welche die Anlage des jüngsten Blattes weit überragen. Im ersteren Falle ist die Form des Vegetationspunktes durch die Wachsthumsthätigkeit des Blattes beeinflusst, im zweiten nicht. — Das Ende der Achse der Salvinia natans ragt weit über die Ursprungsstelle des jüngsten der dreizeilig stehenden Blätter hervor. Die Scheitelzelle derselben aber ist zweischneidig, theilt sich durch wechselnd nach zwei entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände, ohne Bezug auf, nicht beeinflusst durch die Stellung der weit unter ihr in dreigliedrigen Quirlen auftretenden Blätter[2]). Die Scheitelzelle junger blattloser unterirdischer Sprossen von Jungermannia bicuspidata hat eine ziemlich gleichseitig dreieckige Endfläche; nach dem Auftreten der in zwei Längsreihen stehenden Blätter gestaltet sich diese Endfläche zu einem gleichschenkligen Dreieck mit sehr spitzem Scheitelwinkel, dessen Schenkel den Vorderflächen der Blätter zugekehrt sind[3]). Und völlig beweisend sind die Erscheinungen, welche beim Hervortreten unterirdisch angelegter Sprossen von Schistostega osmundacea und von Fissidens bryoïdes an das Tageslicht der Beobachtung sich darbieten. Beide Moose entwickeln aus unterirdisch kriechenden protonematischen Fäden (Haarwurzeln) adventive Stängel, in der Art, dass das Ende einer kurzen seitlichen Sprossung eines solchen Fadens anschwillt, durch eine Querwand vom cylindrischen Theile sich abgliedert, und dass in der angeschwollenen Endzelle ein Wachsthums- und Zellenbildungsprocess beginnt, welcher stetig nach dem vorderen Ende hin vorschreitend, zur Entstehung eines zunächst kugeligen, weiterhin eyförmigen, endlich cylindrischen Körpers aus massigem Zellgewebe führt, der Anlage des Stamms eines neuen beblätterten Pflänzchens. Die einzige Scheitelzelle ist von umgekehrt-dreiseitig-pyramidaler Form, ihre Scheitelfläche ein gleichseitiges Dreieck; sie wird während des Längenwachsthums durch geneigte Wände getheilt, welche successiv je einer der Seitenflächen parallel sind. Hat die Stammanlage von Schistostega eine Länge erreicht, welche den grössten Querdurchmesser um etwa das Fünffache übertrifft, so treten noch unterirdisch unter ihrer Spitze die ersten (sehr rudimentär bleibenden) Blätter über ihre Aussenfläche hervor. Sie stehen in d r e i, je um $1/3$ des Stängelumfangs von einander entfernten Längszeilen. Nach einiger Zeit wird die Spitze des Stämmchens, durch immer weiteres Vorschreiten nach Oben der Längsstreckung seiner älteren Zellen, über den Boden gehoben und dem Einflusse des Tageslichtes ausgesetzt. Das Gewebe des Stängels und der Blätterbasen besitzt höchst energischen negativen Heliotropismus: es krümmt sich convex gegen die Richtung der

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 5, 632, Tf. 9, f. 18, 19.
2) Pringsheim in dessen Jahrb. p. 3, 488.
3) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, Tf. 8, f. 10, 11.

intensivsten Beleuchtung. Die bis dahin dreizeiligen Blätter werden kammförmig gerichtet; der sie tragende Stängel etwas verbreitert. Diese Vorgänge setzen sich fort bis in die unmittelbare Nachbarschaft der Scheitelzelle des noch wachsenden Stängels. Sie ist von den zweizeilig sich stellenden Blättern kaum bedeckt, der mikroskopischen Betrachtung unschwer zugänglich. Man überzeugt sich leicht, dass während der Entfaltung des Pflänzchens am Lichte, und während der Verschiebung der Blätter in zwei Längszeilen ihre Gestalt in die zweischneidig keilförmige allmälig übergeht. Zunächst bleibt ihre Scheitelfläche noch dreieckig, aber die der Concavität des Stängels zugewendete Kante wird kürzer, der gegenüberstehende Winkel spitzer, bis endlich sie von nur zwei Kreisbögen begränzt erscheint. — Aehnliche Vorgänge zeigt Fissidens bryoïdes. Die unterirdisch angelegten dreizeilig geordneten wenigen Blätter erreichen hier meist stärkere Entwickelung. In der Stellung zum Stamm stimmen diese Blätter mit denen anderer Moose überein: sie kehren ihm die Vorderflächen zu. Der negative Heliotropismus von Fissidens ist minder energisch als der von Schistostega; die Stellung der bereits unterirdisch angelegt gewesenen Blätter wird durch ihn minder alterirt. Die während des Hervortretens ans Licht und nachher sich entwickelnden Blätter aber entstehen streng zweizeilig. Die eigenthümliche Scheidenbildung ihres Grundes hindert die bequeme Beobachtung der Formverhältnisse der Stängelscheitelzelle während der Aenderung der Blattstellung. Gewiss ist aber, dass nach dem Eintritt der Zweizeiligkeit derselben jene Zelle eine zweischneidigkeilförmige Gestalt besitzt, und durch wechselnd nach zwei Richtungen geneigte Wände getheilt wird[1]).

Die im Vorstehenden entwickelte Auffassung des Verhältnisses der Zellenvermehrung zu den Wachsthumserscheinungen der Pflanze im Allgemeinen schon vor längerer Zeit von mir ausgesprochen[2]), steht in geradem Widerspruche mit der durch Schleiden aufgestellten: »bei allen Pflanzen, mit Ausnahme der wenigen nur aus einer Zelle bestehenden, beruht die Form auf der Zusammensetzung aus Zellen. Hier sind zwei Punkte für die Bildung der Formen wesentlich, nämlich die Anordnung der neu entstehenden Zellen und die verschiedene Ausdehnung der entstandenen. . . . In ersterer Beziehung braucht man nur sich zu erinnern, dass wenn in einer Zelle vier neue Zellen entstehen, diese ebensogut in einer Reihe (linienförmig) als zwei und zwei nebeneinander (flächenförmig) als endlich wie die Ecken des Tetraëders (körperförmig) in einer Mutterzelle liegen können. Es wird sich für die nächste Zeit alle Untersuchung der Entwickelungsgeschichte auf diesen wesentlichen Punkt richten müssen.«[3] Schleidens Gesichtspunkt wurde von allen übrigen auf diesem Felde arbeitenden Forschern im Wesentlichen adoptirt, namentlich von Nägeli[4]), dessen Terminologie und Formulirung der Beobachtungen über Zellenfolge in mathematischen Formeln ähnlich sehende Ausdrücke[5]) augenscheinlich auf die Annahme individueller und specifisch verschiedener Bildungstriebe in den einzelnen Zellen beruht. Die bessere Berechtigung meiner Anschauung wird, hoffe ich, nach den beigebrachten Thatsachen Anerkennung finden, und ich erachte es für nicht das geringste Verdienst derselben, dass sie gestattet für die Anordnung der Zellen pflanzlicher Gewebe einen einfachen und übersichtlichen Ausdruck durch die Bezeichnung der Wachsthumsrichtungen in den Vegetationspunkten zu geben.

1) Vergleiche in letzterer Beziehung Lorentz, Studien üb. Moose, 6.

2) Abh. Sächs. G. d. W. 5, 1857, p. 642, verallgemeinert in meinem Buche: On the germination etc. of the higher Cryptogamia, London 1862, p. 239 und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 272.

3) Schleiden, Grundz. 1. Aufl, 2, p. 12. 4) Zeitschr. f. wiss. Bot. 2, p. 187.

5) a. a. O. p. 122.

§ 19.

Den verschiedenen Formen der Zellbildung gemeinsame Erscheinungen.

Durch die grosse Mehrzahl der der Beobachtung zugänglichen Vorgänge der Vermehrung oder der Bildung von Zellen geht der gemeinsame Zug, dass dasjenige Protoplasma, welches zu Primordialzellen sich ballt, an Dichtigkeit zunimmt, an Wassergehalt abnimmt. Zunahme der Dichtigkeit, Abnahme des Wassergehalts des Protoplasma sind einander annähernd proportional, da das Wasser von allen übrigen Bestandtheilen des Protoplasma an Dichtigkeit — specifischem Gewichte — übertroffen wird, die Fette allein ausgenommen. Der Wasserverlust ist selbstverständlich überall da wo aus Protoplasma sich individualisirende Primordialzellen vor oder während ihrer Besonderung an Volumen verlieren (S. 87, 97 ff.). Die Zunahme der Dichtigkeit ist im Anwachsen des Lichtbrechungsvermögens neu sich bildender Primordialzellen auch da ersichtlich, wo die Verhältnisse eine Volumverringerung des in diese Bildung eingehenden Protoplasma nicht gestatten, so bei der Entstehung freier Tochterzellen im Protoplasma. Und es liegt, diesen klaren Thatsachen gegenüber, kein einziger Fall vor, der zu der Folgerung nöthigte, dass eine Protoplasmamasse, die zu einer neuen Primordialzelle sich gestaltet, während oder vor dieser Gestaltung an Wassergehalt zu, an Dichtigkeit abnähme[1]).

Die Erkenntniss, dass die Zerklüftung oder die Ballung von Protoplasma zu gesonderten Massen — Primordialzellen — mit einer Zunahme der Dichtigkeit, einer Abnahme des Wassergehalts desselben zusammenhängt, öffnet einen näheren Einblick in den Gegensatz zwischen dem Streben zur Beweglichkeit und dem Streben zur Bildung vom Tropfen (Primordialzellen) des Protoplasma. Die Beweglichkeit strömender Plasmodien von Myxomyceten wird durch Quellungsmittel gesteigert (S. 27). Sclerotienzustände solcher Plasmodien können in den beweglichen Zustand übergeführt werden, indem ihnen bei angemessener Temperatur Wasser in genügender Menge dargeboten wird. Sie nehmen dann sichtlich eine ansehnliche Menge des Wassers in sich auf; ihr Volumen nimmt beträchtlich zu. Schwärmsporen und Plasmodien dagegen, die in Zellhäute sich einkapseln, vermindern sehr merklich ihren räumlichen Umfang (§ 20). Es ist der Schluss erlaubt, dass die Beweglichkeit und die eigenartige Gestaltung von Protoplasma von einem bestimmten Maasse des gesammten Wassergehalts mit bedingt sei, dass das Sinken des Wassergehalts unter dieses Maass das Streben zur Annahme nach gewissen Richtungen bevorzugt ausgedehnter Formen aufhebe. In den Erscheinungen, dass kein freies, von Zellhäuten nicht eingeschlossenes Protoplasma dauernd im Zustande der Beweglichkeit bleibt (S. 77); dass das in Zellräumen enthaltene bewegliche Protoplasma in der Jugend der Zelle — im Vegetationspunkte oder während analoger Zustände — relativ ruhend ist; dass das Protoplasma in den Haaren alter Stängeltheile von Cucurbitaceen, Solanaceen und Verbasceen

1) Die Volumenzunahme gekeimter Schwärmsporen von Bryopsis, Elachista, Myriachs, Haligenia u. a. Meeresalgen (vgl. Thuret, Ann. sc. nat. 3. S. 14.) tritt erst nach Ausbildung der Membran an der Aussenfläche der kugelig gewordenen Schwärmspore ein.

an Beweglichkeit verliert, häufig zu Klumpen sich ballt, in noch älteren Theilen verschwindet; — in allen diesen Erscheinungen tritt die Andeutung einer Periodicität der Capacität für Wasser der gesammten Protoplasmamasse, im Ganzen genommen, auch während längerer Fristen hervor.

Abnahme des Wassergehalts, Zunahme der Dichtigkeit ist in sehr vielen Fällen zuverlässig nicht die einzige Aenderung der Massenverhältnisse der einzelnen Gemeng- und Bestandtheile des Protoplasma zu einander, welche der Besonderung desselben zu neuen Primordialzellen vorausgeht. Das so verbreitete Auftreten sphäroïdischer Massen besonders eyweissreicher Substanz, von Zellenkernen im Inneren solchen Protoplasmas, welches zur Ballung in Primordialzellen sich anschickt — je eines Zellenkerns im Centrum jedes zu einer Primordialzelle sich gestaltenden Massentheils des Protoplasma — deutet auf allgemein vorkommende Aenderungen der relativen Mengen der festen Bestandtheile beim Herannahen der Zellenbildung. — Die Plötzlichkeit und Gleichzeitigkeit der Bildung zahlreicher Zellen in weithin sich erstreckenden vielverzweigten einzelligen Pflanzen führt auf die Vermuthung, dass ähnliche, die Primordialzellenbildung begünstigende Modificationen der Zusammensetzung des Protoplasma gleichzeitig in der ganzen Pflanze hier eintreten mögen. Der parasitisch auflebenden Agaricineen vegetirende Fadenpilz Syzygites megalocarpus und seine zweite Fructificationsform, welche früher, für eine besondere Art gehalten, Sporodinia grandis genannt worden ist, sind einzellige Organismen bis zu dem Zeitpunkte der Bildung der Sporen in den Ascis der Sporodinia, der Anlegung der Zygospore in den copulirten Astenden des Syzygites. Wenn aber an diesen peripherischen Stellen der vielverzweigten einzelligen Pflanze Zellenbildung eingetreten ist, da theilen auch die fruchttragenden Fäden ihre Innenräume durch häufige Scheidewandbildung gleichzeitig in eine grosse Zahl cylindrischer Zellen von sehr ungleicher Länge[1]).

Die Beobachtung zeigt ferner, dass eine Protoplasmaanhäufung dann zu einer Primordialzelle sich gestaltet, wenn sie einen bestimmten, specifisch verschiedenen Umfang erreicht hat. Wenn bei der Bildung von Fruchtzellen einzelliger verzweigter Gewächse, wie Siphoneen, Saprolegnieen, das Protoplasma nach der Extremität einer Auszweigung hin strömend in dieser sich anhäuft, so gliedert sich das Zweigende durch eine Querwand vom übrigen Raume des Fadens, es gestaltet sich die Protoplasmaanhäufung zu einer Zelle, sobald dieselbe einen gewissen Umfang erreicht hat, der für jede der verschiedenen Formen nur innerhalb sehr enger Gränzen variirt. — In den Vegetationspunkten der Organe zusammengesetzterer Pflanzen giebt sich die Zunahme des Volumens des Protoplasma der theilungsfähigen Zellen in der Zunahme der Dimensionen dieser Zellen selbst zu erkennen; in dem Wachsthum der Zelle, welches der Theilung vorausgeht (S. 125). Die Zunahme des Protoplasmagehalts erfolgt auch hier durch Zuströmen von älteren Theilen her; wir wissen, dass die organische Substanz, welche in den Vegetationspunkten zum Aufbau neuer Organe verwendet wird, nicht hier entsteht, sondern aus anderen, ausgebildeten Theilen der Pflanze herstammt[2]). Dass das Protoplasma, welches in den vorzugsweise wach-

1) De Bary, Beitr. zur Morphol. u. Physiol. der Pilze (Abdr. aus Abh. Senckenberg Ges., 5) p. 80.

2) Ich verweise auf den Abschnitt über Wanderung der Stoffe in den Pflanzen im 4., von Sachs bearbeiteten Bande dieses Handbuchs.

senden und sich vermehrenden Zellen der Vegetationspunkte angehäuft ist, an Dichtigkeit (Lichtbrechungsvermögen) nicht hinter dem auf der Wanderung dorthin begriffenen, in weiter rückwärts gelegenen Zellen befindlichen zurücksteht, dies lehrt der Augenschein. Die Vorstellung ist erlaubt: das Protoplasma eines im Wachsthum begriffenen Pflanzentheils vermöge nur so lange im Zusammenhange zu bleiben, als seine Masse (die Quantität seiner Materie) ein bestimmtes für jeden generellen Fall verschiedenes, für gleichartige Entwickelungsvorgänge aber annähernd gleiches Maass nicht überschreitet. Wird dies Maass überschritten, so tritt Zerklüftung, Tropfenbildung, Theilung des Protoplasma in mehrere Massen ein. Dieses Maass kann auf einander folgenden Entwickelungsstufen eines und desselben Organs sich ändern. Es wächst mit der Zunahme des Wassergehalts, es sinkt bei der Zunahme der Dichtigkeit einer Protoplasmaanhäufung. Und auch anderweite Aenderungen der Zusammensetzung des Protoplasma mögen es modificiren. Der protoplasmatische Inhalt einer Sporenmutterzelle oder eines Oogonium von Saprolegnia z. B. gestaltet sich zunächst zu einer einzigen relativ grossen Zelle, wenn das zu dem einen oder dem anderen Organ sich ausbildende Endstück eines Fadens seinen Raum durch eine Querscheidewand vom übrigen Raume des Fadens abscheidet. Der zusammenhängende Wandbeleg aus Protoplasma der grossen Zelle zerklüftet sich aber in eine Vielzahl primordialer Zellen, wenn er, an Volumen abnehmend und Wasser ausscheidend, an Dichtigkeit zunimmt (S. 89).

Die Anwendung dieser Vorstellung auf alle die Fälle, in denen Tochterzellen den Raum der Mutterzelle nicht ausfüllend, sphäroïdale Form annehmen, hat keine Schwierigkeit. Wo die Gestalt solcher Tochterzellen von der Kugelform abweicht, da erklärt sich dies leicht aus der Contactwirkung der Zellhaut, deren Innenfläche sie während der Entwickelung angelagert sind: so bei den abgeplattet-ellipsoïdischen Sporen des Botrydium argillaceum, den ersten Endospermzellen von Ricinus, Sorghum, Veltheimia. Die Sporen auch solcher Ascomyceten und Flechten, deren Gestalt bei voller Ausbildung am weitesten von der Kugelgestalt sich entfernt, treten dennoch als kugelige Zellchen auf.

Auch den Fällen der Theilung des Zellraumes durch eine Scheidewand passt sie ohne Weiteres sich an, in denen die Richtung des intensivsten der Theilung vorausgehenden Wachsthums der Zelle mit dem grössten Durchmesser derselben zusammenfällt; in denen die Abschnürungsfläche der Theilhälften des Protoplasma auf dem grössten Durchmesser der Zelle senkrecht steht. Wenn ein, durch irgend welche von aussen auf ihn wirkende Kräfte in die Länge gezogener Flüssigkeitstropfen, sich selbst, seinen ihm innewohnenden Gestaltungsstreben überlassen, in zwei sphärische Tropfen zerfällt, so werden die Centren beider Tropfen nothwendig in der Richtung des grössten Durchmessers jenes langgezogenen Tropfens liegen. Wo dagegen die zur Theilung sich vorbereitende Zelle in einer zu ihrem grössten Durchmesser senkrechten Richtung vorwiegend oder ausschliesslich wuchs, wo die neu auftretende Theilungswand auf einem der kürzeren Durchmesser der Zelle senkrecht steht, wie bei den Zellen der Naviculeen (S. 99), den Zellen des holzbildenden Cambium, da bedarf es zur Durchführung jener Vorstellung einer Hülfshypothese. — Wir wissen, dass die Hautschicht des Protoplasma lebender Zellen an verschiedenen Stellen in verschiedenem Grade dehnbar ist. Bei künstlicher Raumverkleinerung protoplasmatischen Zelleninhalts durch wasserentzie-

hende Mittel zieht sie sich an den dehnbareren Stellen am leichtesten von der Zellhaut zurück (S. 16). Diese dehnbarsten, am frühesten von der Innenfläche der Zellwand sich zurückziehenden Stellen der Hautschicht bedingen in langgestreckten Zellen die Orte der endlichen Abschnürung des contrahirten Zelleninhalts zu sphäroïdischen Massen (S. 52). — Wächst eine Zelle in einer gegebenen Richtung vorwiegend, und wird bei diesem Wachsthume die Hautschicht des Inhalts durch Expansion des letzteren während der Erweiterung des Zellraums passiv gedehnt, so muss diese Dehnung am bedeutendsten innerhalb einer Zone der Hautschicht sein, welche durch zwei auf der Richtung der intensivsten Volumenzunahme des Zellraumes senkrechte Ebenen begränzt wird. Die einem Körper zugefügte gewaltsame Dehnung erhöht seine Dehnbarkeit. Die Hautschicht wird innerhalb jener Zone am dehnbarsten geworden sein. Sie wird hier, wenn im Zelleninhalte das Streben zu Ballung in gesonderte Massen eintritt, am leichtesten sich einfalten, und so wird die Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts zu zweien Primordialzellen innerhalb einer zum vorausgegangenen stärksten Wachsthum senkrechten Ebene erfolgen.

Dritter Abschnitt.

Die Zellhaut.

§ 20.

Auftreten der festen Zellmembran.

Die Substanz der neu sich bildenden festen Zellmembran kann aus dem Protoplasma, in welchem sie zuvor enthalten war, in keinem anderen Aggregatzustande ausgeschieden werden, als in dem einer Flüssigkeit. Die leichte Verschiebbarkeit der Theile ist eine nothwendige Voraussetzung der Ortsveränderung derselben bei der Differenzirung des Materials für die Zellhaut von der übrigen Masse des Protoplasma. Und in mehreren Fällen sehen wir die Membran, ausserhalb der Hautschicht der Primordialzelle, als eine von dieser unterscheidbare Schicht eines, gleich ihr halbflüssigen Körpers auftreten; in sehr zahlreichen Fällen als membranähnlich gestaltete Platten aus einer noch weichen, leicht löslichen, einen äusserst geringen Grad von Elasticität besitzenden Substanz erscheinen, die erst später grössere Elasticität und Festigkeit erlangt. Häufig zwar liegen die Verhältnisse so, dass die Substanz der neuen Membran von der Hautschicht des protoplasmatischen Inhalts erst nach der Erhärtung zur festen Haut unterschieden werden kann: sei es der ausnehmenden Dünne der neuen Haut, sei es der Gleichartigkeit ihres Lichtbrechungsvermögens mit demjenigen der Hautschicht wegen. Aber alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass die feste Zellmembran ausserhalb der Hautschicht der Primordialzelle als eine Schicht aus neuem, von dem der bleibenden Hautschicht verschiedenem Stoffe in die Erscheinung tritt.

Die Bildung neuer elastischer Zellmembranen geht an Primordialzellen, die nach Ausstossung aus ihren Mutterzellen mit einer Haut sich umkleiden, unter Umständen vor sich, die keinen Zweifel darüber lassen, dass das Material der neu entstehenden Membran aus der Protoplasmamasse, der Primordialzelle stammt, an deren Aussenfläche die Zellhaut sich bildet. So z. B. bei der Umkleidung der Schwärmsporen von Vaucheria und Oedogonium, der Oosporen von Fucus mit elastischen Zellmembranen. Der Stoff dieser Membranen muss in halbflüssigem Zustande innerhalb des halbflüssigen Protoplasmaballes vorhanden sein. Er kann nur in diesem halbflüssigen Zustande an die Aussenfläche desselben austreten. Hier sammelt er sich zu einer zusammenhängenden Schicht, und erfährt nun diejenige Veränderung seiner molekularen Constitution, welche sich als Uebergang vom halbflüssigen, weichen, sehr dehnbaren, zähen Aggregatzustand zu dem eines festen, elastischen Körpers darstellt. Keine Thatsache

liegt vor, welche hinderte, dieselbe Auffassung auf alle bekannten Fälle von Zellhautbildung zu übertragen.

Die neu sich bildende Membran ist meist von äusserster, nicht messbarer Dünne. Und von ausnehmender Dünne ist auch die Schicht zähe-flüssiger Substanz, welche zur Membran erhärtet. In der Regel lässt sie sich nicht durch directe Beobachtung nachweisen. Die meisten Primordialzellen, an deren Aussenfläche die Bildung elastischer Membran unmittelbar bevorsteht, unterscheiden sich durch kein sichtbares Merkmal von nackten Protoplasmaklumpen, deren Umgränzung nur durch die Hautschicht des Protoplasma selbst gebildet wird. So z. B. stimmt das Aussehen und die Widerstandsfähigkeit gegen die Einwirkung von Wasser, Salzlösungen, Alkohol u. s. w. der Umgränzung eines Keimbläschens von Daphne Mezereum oder Laureola, welches im Embryosack eines eben vom Pollenschlauche erreichten Ovulum beobachtet wird, vollständig überein mit denen der Hautschicht der kugeligen Protoplasmamassen, zu welchen der aus vegetativen Zellen einer Vaucheria herausgedrückte Inhalt sich ballt. Ein halbweicher, nicht elastischer Zustand einer, von der Hautschicht primordialer Zellen verschiedenen Lage derjenigen Substanz, welche weiterhin zur elastischen Zellhaut erhärtet, ist nur da der unmittelbaren Beobachtung zugänglich, wo die neue Membran in beträchtlicher Dicke auftritt, oder wo sie lange in halbfestem Zustande verharrt. Der erste Fall kommt vor z. B. bei Anlegung der gemeinsamen, von Anfang an doppeltgeschichteten Haut der Pollentetraden von Phajus (S. 109), des neuen cylindrischen Membranstückes der oberen Tochterzelle von Oedogonium (S. 102), der festen Zellhaut der zur Ruhe gelangenden Schwärmspore von Vaucheria clavata. In allen diesen Fällen nimmt die zur festen Zellhaut erhärtende Schicht im Momente der Erhärtung sichtlich an Volumen, namentlich an Dicke, sehr bedeutend ab: ohne Frage durch Verlust von Wasser. Es verringert sich die Capacität für Wasser des Stoffes, welcher die voluminösere halbweiche Schicht bildete; ein Theil des bisher gebundenen Wassers wird ausgestossen, und die festen Molecüle rücken näher aneinander.

Dass der bei der Volumenverringerung der erhärtenden Schicht verloren gehende Stoff Wasser ist, geht mit besonderer Deutlichkeit aus den Vorgängen hervor, welche bei der Bildung der festen Zellhaut um die zur Ruhe gelangende Schwärmspore von Vaucheria clavata stattfinden. Bringt man Rasen dieser Alge in milder Winterszeit oder im zeitigen Frühjahr in Porzellanschüsseln, deren Wasser täglich mehrmals erneuert wird, so erfolgt in den ersten Tagen die Bildung der Schwärmsporen massenhaft. Diese sammeln sich an der dem Fenster abgewendeten Seite des Gefässes zu einem, oft 1 Mill. breiten grünen Saume, und mit Leichtigkeit kann man in einem mit der Pipette herausgehobenen Tropfen Dutzende von theils beweglichen, theils unbeweglich gewordenen Sporen beobachten. Auf dem Objectträger dauert die Bewegung stets nur kurze Zeit. Im Momente des Aufhörens derselben werden die kurzen Wimpern, welche die ganze Oberfläche der primordialen Zelle bekleideten, eingezogen, und es umgiebt nur eine hyaline, 1,5 bis 1,8 M. Mill.[1]) dicke Schicht die chlorophyllreiche innere Masse der zur Zeit noch eyförmigen Spore. Diese Schicht ist zähe-flüssig. Bei Quetschung der Spore wird sie zu Brei zerdrückt. Unter den Augen des Beobachters aber nimmt die Schicht an Dicke um etwa drei Viertheile ab; gleichzeitig verringert sich das Volumen der ganzen Spore, die aus der Gestalt eines gestreckten Ellipsoïds mehr oder weniger vollständig in die einer Kugel übergeht, deren Durchmesser der kleinen Achse des Ellipsoïds annähernd gleich ist. Dieser Process vollzieht sich in 8—12 Minuten. Wird jetzt die Spore zerquetscht, so berstet eine sie umschliessende feste Membran von 0,4 bis 0,7 M. Mill. Dicke, aus deren Risse der Inhalt hervorfliesst. — Der Augenschein zeigt, dass während der beträchtlichen Volumenabnahme der hyalinen peripherischen Schicht sowohl als der ganzen Spore kein von dem umgebenden Wasser verschiedener Körper aus der Spore austritt.

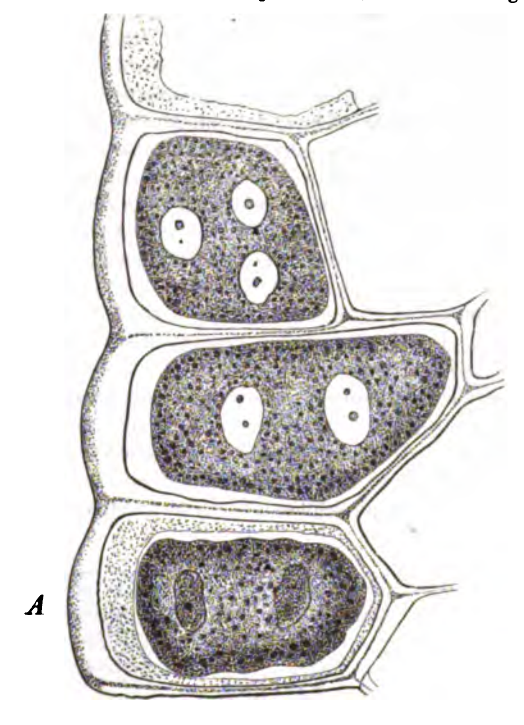
Bei der Erhärtung der halbflüssigen Schicht, welche in den Pollenmutterzellen des Phajus Wallichii zwischen die Innenfläche der verdickten Zellhaut und die Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhalts eingeschaltet wird (S. 109) zur bleibenden Membran der Tetrade ver-

---

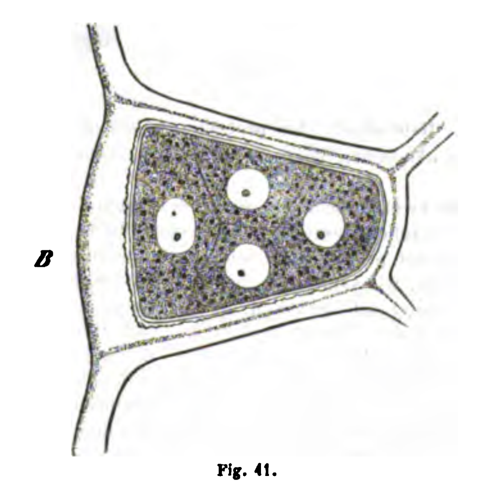
1) 1 Mikro-Millimeter = 0,001 Mill.

mindert sich deren Durchmesser um $^2/_3$—$^3/_4$, das Volumen derselben somit auf ein Drittel bis ein Viertheil. Das ausgestossene Wasser wird vom Zelleninhalt aufgenommen, dessen Umfang entsprechend wächst. Er füllt den Innenraum der Tetrade vollständig aus, obwohl dieser um so viel weiter geworden ist, als die Abnahme der Dicke der halbflüssigen Schicht beträgt[1]. — Es fehlt nicht an Andeutungen, dass bei Anlegung der bleibenden Membranen der meisten Pollenkörner, einfacher wie zusammengesetzter, ähnliche Erscheinungen eintreten. Doch springen sie in keinem anderen bekannten Falle mit solcher Deutlichkeit in die Augen, der grossen Dünne der Membran bei ihrem ersten Sichtbarwerden wegen.

Die Membranen der Specialmutterzellen der Sporen von Equisetum verharren ungewöhnlich lange im weichen, halbflüssigen, nicht elastischen Zustande. Die Sporenmutterzellen theilen sich jede simultan in vier tetraëdrische Specialmutterzellen, die sehr bald nach ihrer Bildung sich vereinzeln — ohne Zweifel durch Verflüssigung der peripherischen Schichten ihrer sehr dünnen Wände — und Kugelform annehmen. Diese Entwickelungsstufen werden sehr rasch zurückgelegt. Im nämlichen Sporangium (von Eq. palustre) findet man noch ungetheilte Sporenmutterzellen neben Gruppen von zu vieren vereinigten, und neben frei gewordenen, kugeligen Specialmutterzellen. Diese letzteren haben zunächst den Charakter primordialer Zellen. Ihre hautähnliche Umgränzung ist weich. Wird die Zelle gequetscht, so zerfliesst diese peripherische Schicht zu einer formlosen Masse. Bei Zusatz wasserentziehender Lösungen, von Zucker z. B., bleibt die umhüllende Schicht dem sich zusammenziehenden protoplasmatischen Zelleninhalte dicht angeschmiegt, ihr Volumen in demselben Maasse verkleinernd wie dieser. Nur bei Behandlung mit Alkohol zieht sich der zusammenschrumpfende Inhalt von der erhärtenden peripherischen Schicht



A



B

Fig. 41.

Fig. 41. *A*. Drei Pollenmutterzellen des Umfanges des Inhalts eines querdurchschnittenen Antherenfaches von Phajus Wallichii, unmittelbar vor Bildung der bleibenden Haut der Tetrade.

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 649.

zurück. Wenig ältere Specialmutterzellen zeigen, in der Flüssigkeit des Sporangium untersucht, eine doppelte, aus zwei dicht aufeinandergelagerten Lamellen bestehende hautartige Umhüllung des protoplasmatischen Inhalts. Die innere Lamelle ist elastisch, etwas dicker und stärker lichtbrechend als die äussere. Mit Chlorzinkiod färbt sie sich gelb. Sie ist eine Neubildung, die Anlage der äussersten Schicht der bleibenden Wand der Spore. Die äussere Lamelle der Umgränzung des protoplasmatischen Inhalts — die Membran der Specialmutterzelle — vermindert bei Behandlung mit Alkohol ihren ohnehin geringen Durchmesser. Bei Zusatz von Wasser dagegen schwillt sie zu einer dicken Schicht durchsichtiger, sehr weicher, fast flüssiger Gallerte auf, welche bei längerem Liegen in Wasser in diesem vollständig sich vertheilt. Vorgängige Behandlung mit Alkohol vermindert das Aufquellungsvermögen der Specialmutterzellenmembran. Sie schwillt nach dem Aussüssen mit Wasser nur bis zu einem bestimmten Maasse auf; etwa auf das Dreifache der bisherigen Dicke. Bei Quetschung eines solchen Präparats wird die aufgequollene Schicht breit gedrückt. Man erkennt dann deutlich, dass sie in ihrer ganzen Masse aus gleichartiger Substanz besteht, und dass das häufig vorkommende körnige Aussehen ihrer Aussenfläche auf dem Anhaften fremder Körperchen an derselben beruht. In diesem Zustande der Weichheit und Elasticitätlosigkeit bleibt die Specialmutterzellmembran bis zu der Zeit der Auflagerung einer zweiten Membran auf der Innenfläche der zuvor angelegten äussersten bleibenden Sporenhaut; eine Frist, die (bei Eq. limosum) auf mindestens vier Tage veranschlagt werden muss. Von da ab erscheint die Specialmutterzellhaut als eine beiderseits scharf und glatt begränzte, elastische Membran, die noch immer mit Wasser bedeutend aufquillt, aber so gut als ausschliesslich nur in Richtung der Tangenten.

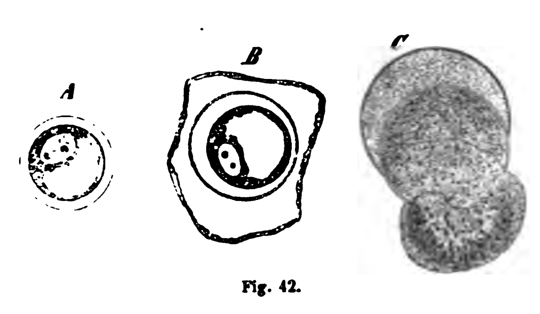


Fig. 42.

Bei Behandlung mit Wasser hebt sie sich, in Form eines gewaltig sich ausdehnenden Schlauches, von der Aussenfläche der eingeschlossenen Spore weit ab[1]). — Späterhin entstehen aus dieser Membran, durch Verdickung schraubenlinig verlaufende Streifen und durch Spaltung, die Elateren (vergl. § 28).

In mehreren der Fälle, wo die neue Zellmembran lange einen ähnlichen Grad von Weichheit behält, wie die Hautschicht des protoplasmatischen Zelleninhaltes; — wo sie bei Wasserentziehung in dem nämlichen Maasse sich zusammenzieht wie diese und ihr dicht anliegend bleibt, —

Der aus zwei verschieden lichtbrechenden Lamellen zusammengesetzten Membran der Pollenmutterzellen lagert die halbflüssige Schicht an, welche zwischen die Innenfläche dieser Membran und den protoplasmatischen Zelleninhalt *p* eingeschaltet ist. Die beiden oberen Zellen sind so dargestellt, wie sie am frischen Präparat erscheinen; die unterste wie sie nach Behandlung mit Chlorzinkiod sich verhalten. — Am obersten Rande des Präparats ist ein Stück der Membran der durch den Schnitt beiderseits geöffneten Nachbarzelle mit gezeichnet; die halbflüssige Schicht ist im Aufquellen begriffen. *B.* Eine Pollenmutterzelle derselben Pflanze, unmittelbar nach Bildung der bleibenden Membran der Pollentetrade.

Fig. 42. Verschiedene Entwickelungszustände der Sporen von Equisetum limosum. *A.* ganz jung, von der zu Gallerte aufgequollenen Membran der Specialmutterzelle umhüllt. *B.* späterer Zustand, in verdünntem Alkohol liegend. Die Membran der Specialmutterzelle quoll mit Wasser jetzt nur noch in Richtung der Fläche. Ihre Innenseite zeigt die erste Andeutung verdickter schraubenliniger Streifen (Anlage der Elateren). Die Wand der Sporen hat sich durch ungleiches Aufquellen in zwei Schichten getrennt, deren innere dem Zellinhalt anliegt. *C.* reife Spore, nach Abstreifung der Elateren in Schwefelsäure zerdrückt, wobei die drei Schichten der Membran von einander sich trennten, indem die beiden äusseren zerrissen.

1) Hofmeister in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 284.

unterscheidet sie sich doch von ihr durch abweichendes Lichtbrechungsvermögen. Der zerfliessliche Vorkeim von Mirabilis Jalapa und von Lupinus hirsutus (S. 106) lässt die membranöse Schicht ausserhalb der Hautschicht des Zelleninhalts als doppelt contourirten Saum erkennen; ein Bild, welches insbesondere an den Ansatzstellen der queren Scheidewände an die freie Aussenwand völlig dem eines Vorkeims mit festen Zellwänden, z. B. von Crocus, Oenothera entspricht. Ebenso die Ansatzstellen der zerfliesslichen inneren Scheidewände der Embryokügelchen von Nonnea, Borrago an die feste freie Aussenmembran. Ein niederer Grad von Festigkeit, der auf einen relativ höheren Gehalt im Wasser bezogen werden muss, giebt sich an jungen Membranen von Pflanzenzellen sehr verbreitet durch die Löslichkeit derselben in Flüssigkeiten zu erkennen, welche die nämlichen Membranen, nach weiterer Ausbildung derselben, nicht angreifen. So werden z. B. die noch unvollständigen, in Form einer Ringleiste auftretenden Scheidewände in Theilung begriffener vegetativer Zellen von Cladophora glomerata von Essigsäure vollständig gelöst, die ausgebildeten widerstehen ihr[1]. Ebenso bei Clad. fracta, deren neu angelegte Querwände selbst von verdünnten Lösungen von Glycerin und von Chlorcalcium gelöst werden. — Als Beispiele sehr rascher Bildung elastischer Zellhäute an bis dahin nackten Primordialzellen seien folgende genannt. Die Keimbläschen von Leucojum vernum sind vor der Befruchtung zerfliesslich. Schon 2 Stunden nach Ankunft der befruchtenden Pollenschläuche in der Fruchtknotenhöhle findet man jene Zellen von festen, der Einwirkung des Wassers dauernd widerstehenden Membranen umgeben. — Die unbefruchteten Oosporen (Keimbläschen) von Fucus vesiculosus und anderen Arten der nämlichen Gattung sind nackte Primordialzellen (S. 92). Werden solche mit Chlorzinkiod behandelt, so schrumpft die kugelige Protoplasmamasse etwas zusammen, und aus dem Innern derselben treten kugelige Tropfen einer farblosen Substanz über die Aussenfläche hervor. Schon 10 Minuten, nachdem dem Meerwasser, in welchem solche Sporen sich befinden, Spermatozoïden der nämlichen Fucusart zugesetzt wurden, sind die Sporen mit einer zwar unmessbar dünnen, aber festen und elastischen Membran umkleidet. Bei nunmehriger Anwendung des nämlichen Reagens treten aus der innern Masse ebenfalls jene durchsichtigen Tropfen hervor. Von der jungen Membran gehindert können sie aber nicht mehr frei über die Aussenfläche der Zelle hervorragen. Sie sammeln sich innerhalb dieser zarten Membran, und bilden hier eine farblose Schicht, indem sie durch gegenseitigen Druck sich abplatten[2]. Die aus der Mutterzelle austretenden zahlreichen Schwärmsporen der Achlya prolifera und des Aphanomyces stellatus ordnen sich vor der Mündung der Mutterzelle zu einer Hohlkugel, dicht aneinandergedrängt. Unmittelbar nach der Bildung dieses Köpfchens erscheint jede der bis dahin nackten Primordialzellen von einer festen, elastischen Zellhaut umgeben; die einzelnen Zellen, durch gegenseitigen Druck polyëdrisch, stellen einen Kugelmantel aus parenchymatisch verbundenen Zellen dar. Die Bildung der festen Zellhaut ist hier eine fast augenblickliche[3].

Es ist der Versuch gemacht worden, die hautartige Umgränzung (Hautschicht) primordialer Zellen ganz allgemein aus dem Vorhandensein einer noch nicht erhärteten Schicht von Zellhautstoff zu erklären[4]. Zwei Reihen von Thatsachen lehren, dass diese Auffassung nicht zutreffend ist. Die Hautschicht kommt vor an künstlich (durch gewaltsame Austreibung aus der lebenden Zelle) hergestellten Protoplasmamassen, welche niemals feste Zellmembranen erhalten. Sie zeigt sich hier im Momente der Gestaltung dieser kugeligen Ballen, und mit genau den nämlichen Charakteren wie an primordialen Zellen. So an Inhaltsportionen lebendiger Zellen von Vaucheria, Cladophora, von befruchteten Embryosäcken von Phaseolus. — Es ist ferner die Hautschicht allseitig in gleichartiger Beschaffenheit an Portionen protoplasmatischen Inhalts von Zellen vorhanden, die nur an ganz bestimmten umgränzten Flächen neue Zellmembran bilden:

1) Pringsheim, Bau der Pflanzenzelle, p. 23.

2) Thuret in Mém. soc. des sc. nat. de Cherbourg 5, 1857, Avril; abgedr. in Ann. sc. nat. 4. Sér., Bot. 7, p. 34.

3) De Bary in Bot. Zeit. 1852, p. 491; derselbe in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 184.

4) Pringsheim, Unters. üb. Bau u. Bild d. Pflanzenzelle, p. 73.

so bei den Tochterzellen vegetativer Fadenglieder von Oedogonium. Die Seitenflächen, die einander ab- und die einander zugewendeten Endflächen dieser cylindrischen Zellen sind von völlig gleicher Beschaffenheit, aber nur an den letzteren findet die Bildung neuer Zellhaut statt. (S. 154). Als Hauptstütze seiner Anschauung macht Pringsheim die Angabe, unmittelbar nach Bildung der elastischen Zellhaut an einer primordialen Zelle fehle dem protoplasmatischen Inhalte derselben die zusammenhängende hautartige Umgränzung. So z. B. an eben zur Ruhe gelangten Schwärmsporen, an unmittelbar zuvor getheilten und dabei inhaltsarmen vegetativen Zellen von Oedogonium. Von der Richtigkeit dieser Angabe vermochte ich in keinem Falle mich zu überzeugen; ich stehe nicht an sie für irrthümlich zu halten. In allen solchen Fällen fand ich den Zelleninhalt von einer deutlichen Hautschicht umgränzt[1]).

§ 21.
Localisirung der Zellhautbildung.

Wenn frei liegende Primordialzellen — seien es solche, die frei in der Inhaltsflüssigkeit ihrer Mutterzelle schweben, oder solche, die aus ihrer Mutterzelle ausgeschlüpft sind, wie z. B. Schwärmsporen: — wenn solche freiliegende Primordialzellen mit einer festen Zellhaut sich umhüllen, so wird in den meisten Fällen diese Wand auf allen Punkten der Oberfläche der Primordialzellen zunächst (von späterem örtlichen Dickenwachsthum der Membran abgesehen) in gleichförmiger Dicke ausgebildet. Das Gleiche ist nur selten mit Sicherheit da nachzuweisen, wo die Primordialzellen während der Entwickelung der festen Zellhäute in inniger Berührung mit den Innenflächen der Wandungen von Mutterzellen und unter einander stehen, wo Gewebebildung stattfindet. Unter solchen Verhältnissen erfolgt die Bildung elastischer Zellhaut an verschiedenen Stellen der Oberfläche der Primordialzellen mit verschiedener Intensität, oder sie ist auf bestimmten Stellen der Aussenfläche der Primordialzellen beschränkt, und unterbleibt an den übrigen. — Auch an freien Primordialzellen unterbleibt bisweilen an bestimmten, eng angränzenden Stellen die Bildung einer festen Wand, welche an der übrigen Aussenfläche stattfindet; so bei den Schwärmsporen, welche noch während der Bewegung elastische Membranen erhalten, an den Anheftungsstellen der Wimpern (S. 92).

Bei einer Art von Gewebebildung zwar erfolgt die Bildung der festen Zellhäute allseitig gleichmässig um die Primordialzellen. Wo während einer längeren Reihe von Theilungen der Primordialzellen die Bildung fester, gegen Wasser widerstandsfähiger Zellhäute unterbleibt, und erst dann plötzlich und um sämmtliche Primordialzellen gleichzeitig eintritt, wenn jene Theilungen zur Bildung eines aus sehr vielen Primordialzellen zusammengesetzten Körpers geführt haben, da ist dann die Bildung der festen Zellhäute eine gleichmässige rings um jede Primordialzelle. Die festen elastischen Wände, zu welchen auf einer bestimmten Stufe der Ausbildung die Platten aus weicher Substanz erhärten, welche zwischen den Hautschichten der einander unmittelbar benachbarten zahlreichen Primordialzellen einer jungen Familie von Pandorina, Gonium oder Volvox, eines jungen Embryo von Lupinus mutabilis oder hirsutus, von Mirabilis Jalapa verlaufen, zeigen keinen irgend wahrnehmbaren Unterschied der Dicke. Diese Fälle gehören streng genommen aber nicht hieher. Die Zellen solcher Gewebe sind längere Zeit hindurch primordial nur in dem Sinne, dass sie der festen, elastischen, gegen Wasser widerstandsfähigen Membran entbehren. Eine von der Hautschicht des Protoplasma in ihrem optischen Verhalten verschiedene hautähnliche Umgränzung, eine Anlegung der Zellmembran aus vorerst noch weichem Stoffe ist vorhanden (S. 151). Diese weichen Membrananlagen sind es, die im ganzen Gewebe gleiche Mächtigkeit besitzen und sie bei der Erhärtung behalten.

1) Vergl. auch v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 689.

Somit ist das Verhältniss wesentlich dasselbe, wie da, wo bei der Gewebebildung die festen Wände von Zellen älterer Generation mit ins Spiel kommen.

Zwar zeigt die directe Beobachtung vielfältig, dass auch unter solchen Verhältnissen die neue Membransubstanz an den ganzen Aussenflächen der eben getrennten Primordialzellen gebildet wird. Bei vielen grosszelligen Fadenalgen, wie Cladophora, Spirogyra, überzeugt man sich leicht, dass gleichzeitig mit dem Auftreten der, zwei sich sondernde Primordialzellen trennenden Scheidewand, auch die obere und die untere Querwand und die freien Seitenwände der in Theilung begriffenen Zelle eine merkliche Verdickung erfahren; ein Vorgang, welcher für sich allein betrachtet, darauf zurückgeführt werden könnte, dass rings um die neuen Primordialzellen neue Membran sich bildet. Aber diese messbare Zunahme der Dicke der älteren Wände der sich theilenden Zelle bleibt sehr weit zurück hinter der Hälfte der Dicke der neu gebildeten Scheidewand. Dieses Verhältniss spricht sich am deutlichsten darin aus, dass bei Cladophora und Spirogyra in kürzester Frist nach einer Theilung, in der Regel noch vor der nächsten Theilung (auffallende Ausnahmen finden sich nur in Fäden, die im Uebergange zum Ruhezustande sich befinden) die messbaren Unterschiede der Dicke der neugebildeten Scheidewände von der älterer queren Scheidewände des nämlichen Fadens verschwindend gering werden. — Aehnliche Verhältnisse walten ob in Geweben, deren Zellen nach allen drei Richtungen des Raumes hin sich vermehren. In die Augen fallende Differenzen der Dicke älterer und jüngerer Scheidewände zwischen Zellen sind hier nur während und unmittelbar nach einer Zelltheilung sichtbar. Die grosse Mehrzahl der Zellwände, obwohl sehr verschiedenen Alters, zeigt keine wahrnehmbaren Unterschiede der Dicke. So in jungen Embryonen von Gefässkryptogamen und Phanerogamen, in jungen Anlagen zu Moosfrüchten, an zarten Durchschnitten von Stängelenden und Wurzelspitzen. Wollte man hier eine gleichmässige Dicke der rings um jede Primordialzelle sich ausscheidenden Zellhäute voraussetzen, so müssten Verschiedenheiten, mindestens wie 1:8 in der Dicke der beobachteten Zellhäute vorkommen. Denn die verschiedenen Zellwände eines solchen Gewebes würden unter jener Voraussetzung sehr ungleichwerthige Theile eines complicirten Einschachtelungssystems von Zellhäuten sein, und die Zahl der sie zusammensetzenden Lamellen von Zellhautstoff wäre eine sehr verschiedene. Es ist klar, dass in allen diesen Fällen neue Membransubstanz ganz vorwiegend am Entstehungsorte der neuen Scheidewand sich anhäuft, und dass diese Membranbildung an allen anderen Punkten der Aussenfläche der Primordialzellen hinter dem Maasse der dort stattfindenden weit zurückbleibt. — Sehr ungleich ist auch die Mächtigkeit der neugebildeten Wand im Umfange einer und derselben Zelle an den Pollentetraden der Aussenfläche der Pollinarien von Phajus: sehr dick nach Aussen, den Seitenflächen entlang an Dicke abnehmend, am dünnsten nach Innen.

So wird nachweislich im Umfange einer bis dahin nackten Primordialzelle die Substanz einer festen Membran an verschiedenen Stellen in sehr ungleicher Dicke neu gebildet. Davon ist nur ein Schritt bis zum örtlichen völligen Unterbleiben der Wandbildung. Nicht ganz unbeträchtlich ist die Zahl der Beispiele, in denen an neu gebildeten Primordialzellen eine streng localisirte, auf bestimmte, oft relativ kleine Theile des Umfangs beschränkte Bildung von Zellhaut vorkommt. Bei den mit Scheiden versehenen Oscillatorineen unterbleibt, wie es scheint allgemein, die Bildung fester elastischer Häute an den Querwänden der die Fäden dieser Algen zusammensetzenden Zellen. Diese Querwände bleiben, so lange die Gliederzellen des Fadens nicht aus dem Zusammenhange treten, im Zustande der Hautschichten von Primordialzellen. Nur an den Seitenwänden der Gliederzellen, und an dem freien, zugerundeten Ende der Terminalzellen des Fadens wird Zellhautsubstanz gebildet. — Die den ganzen Faden umgebende, bei vielen der hieher gehörigen Formen beträchtliche Dicke erlangende Scheide aus Zellhautstoff zeigt, je nach den Arten verschieden, mehr oder minder deutliche, zur Längsachse des Fadens concentrische, an dessen Enden kappenförmige Schichtung. Bei Längenwachsthum der Reihe von Primordialzellen, aus welcher das Innere des Fadens besteht, werden diese Zellhautschichten am oberen Ende des Fadens, die äusseren zuerst, eine nach der anderen zersprengt. Sie erscheinen dann als trichterförmige, oben offene Scheiden. So — mit undeutlicher Schichtung — bei Phormidium, mit deutlicherer Schichtung bei Rivu-

laria, Scytonema; mit deutlichster bei Petalonema alatum Grev. (= Arthrosiphon Grevillii Kütz.)[1] (Fig. 43). — Ein zweites Beispiel strengster Localisirung der Bildung von Zellhautsubstanz bei der Zellvermehrung bieten die Oedogonieen. Wenn eine Zelle von Oedogonium zur Theilung sich anschickt, so erscheint noch vor der Bildung zweier secundärer Zellkerne an der Stelle des primären, nahe unter dem oberen Ende der Zelle der oben (S. 102) beschriebene, der Innenwand angelagerte Ring aus zäher (aber nicht flüssiger), in Wasser sich nicht vertheilender Substanz. Er ist der Stoff für das neu zu bildende Stück Seitenwand der Zelle, welches zwischen die beiden, sehr ungleichen Hälften der ringförmig aufreissenden Mutterzellmembran eingeschoben wird. Das Auge vermag bequem dem Vorgange unter dem Mikroskope zu folgen. Die Dehnung beginnt häufig einseitig, so dass an der Rissstelle der Faden sich knieförmig biegt. Durch nachträgliche gleiche Dehnung der gegenüberstehenden Seite wird dann diese Beugung bald wieder ausgeglichen. Im Momente des Aufreissens der Mutterzellhaut sieht man bisweilen in die ringförmige Ablagerung von Membransubstanz einen Riss bis zu etwa einem Drittel ihres Querdurchmessers eindringen: ein Umstand, der darauf hinweist, dass jene Ablagerung eine vor der Rissstelle scharf zusammengefaltete, membranähnliche dicke Platte ist. Weiterhin erkennt man mit grösster Deutlichkeit, dass die ringförmige Ansammlung von Zellhautsubstanz, indem sie dicht über und unter dem kreisförmigen Risse der Mutterzellhaut fest anhaftet, während der Dehnung der Primordialzellen sich auseinanderzieht, etwa wie ein Stück Kautschuk. Zu je grösserer Länge sie gedehnt wird, desto dünner wird sie. Während der Dehnung ist sie am dünnsten an ihren beiden, dem oberen und dem unteren Stücke der gesprengten alten Zellhaut angehefteten Enden; am dicksten in der Mitte. Wenn durch Dehnung der unteren der beiden neu gebildeten Primordialzellen die Berührungsfläche beider bis zur Höhe des offenen oberen Endes des unteren scheidenförmigen Stückes der Mutterzellhaut gehoben worden ist, beträgt der grösste Durchmesser der Mitte des in Dehnung begriffenen ehemaligen Ringes noch beinahe das Doppelte des Querdurchmessers jedes seiner Enden, und die Gestalt seines optischen Durchschnitts nähert sich dem einer planconvexen Linse. Nunmehr erst streckt sich die obere, bisher kürzere der beiden Primordialzellen zu der Länge der unteren. Dabei wird die zähe

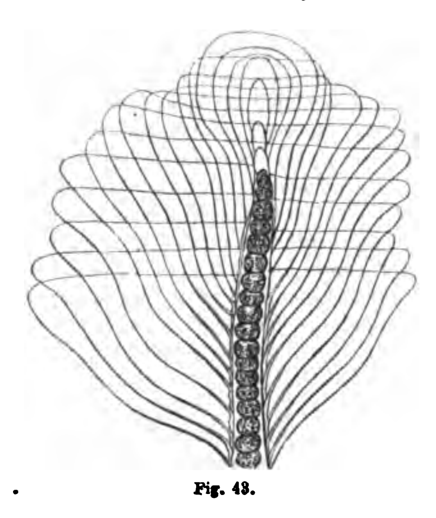


Fig. 43.

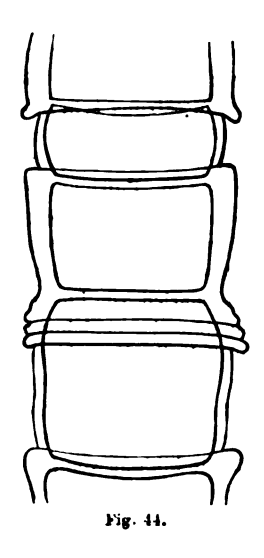


Fig. 44.

Fig. 43. Fortwachsendes Ende eines Fadens des Petalonema alatum Grev. (Arthrosiphon Grevillii), die aufgebläheten und bis auf die jüngsten am Scheitel gesprengten oberen Hälften der Membranen der einzelnen Gliederzellen zeigend.

Fig. 44. Optischer Längsdurchschnitt der Membranen einiger Zellen eines alten sehr dickwandig gewordenen Fadens des Oedogonium gemelliparum. Der Verlauf der unteren Gränzen der Kappen, der oberen Gränzen der Scheiden ist perspectivisch angedeutet. Die Dicke der Querscheidewände zeigt keine Unterschiede, obwohl die zweite von unten auf drei Kappen somit an drei Zellentheilungen betheiligt war, während die Zelle über ihr nur einmal getheilt ist.

1) Grössere Arten von Oscillatoria, z. B. O. princeps, besitzen dagegen feste Querwände zwischen den Gliederzellen des Fadens.

Masse aus Membransubstanz immer mehr in die Länge gedehnt, bis sie endlich ein gleich dickes, im Querdurchmesser die beiden Stücke der alten Zellhaut nicht übertreffendes hohlcylindrisches Membranstück darstellt, welches zwischen der kappenförmigen oberen, und der scheidenförmigen unteren Hälfte der gesprengten Mutterzellhaut eingeschaltet, und der Innenfläche beider dicht neben der Rissstelle angewachsen, die Lücke zwischen beiden völlig ausfüllt. — Unmittelbar nach Emporhebung etwas über das Niveau der Mündung des scheidenförmigen unteren Stückes der Mutterzellhaut bildet sich innerhalb der Berührungsfläche beider Primordialzellen eine dieselben trennende Scheidewand aus festem Membranenstoff (S. 104). Aber an allen übrigen Stellen der Aussenfläche der Primordialzellen unterbleibt die Bildung fester Zellhaut; sie ist streng beschränkt auf die schmale Zone dicht unter dem oberen Ende der Mutterzelle, und auf die Berührungsfläche der zwei in einer Mutterzelle entstandenen Primordialzellen. Der Beweis für diesen Satz folgt aus dem, bei der Zellvermehrung der Oedogonieen ausnahmslos eingehaltenen Verhältniss, dass jede obere Tochterzelle einer gegebenen Mutterzelle eines mehr der kurzen kappenförmigen Stücke der alten Zellhaut trägt, als die Mutterzelle; jede untere Tochterzelle dagegen von einem mehr der scheidenförmigen unteren Stücke der Mutterzellhaut umhüllt ist (S. 103). Nun findet man in den Oedogonienfäden häufig Gliederzellen oder Endzellen, die sehr viele, bis zu zwölfen jener kappenförmigen Stücke am oberen Ende tragen. Hätte eine, wenn auch geringe Zellhautausscheidung rings im ganzen Umfange der Primordialzellen stattgefunden, so müsste die oberste und älteste dieser Kappen, und ganz besonders die Scheidewand, in welche sie ausläuft, merklich dicker sein als die unterste, jüngste Kappe und als die entgegengesetzte, junge Querwand der betreffenden Zelle. Das erste ist nur bei einigen Arten der Gattung, und nur in sehr geringem Maasse; das zweite aber durchaus nicht der Fall[1]).

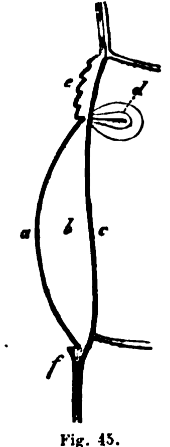


Fig. 45.

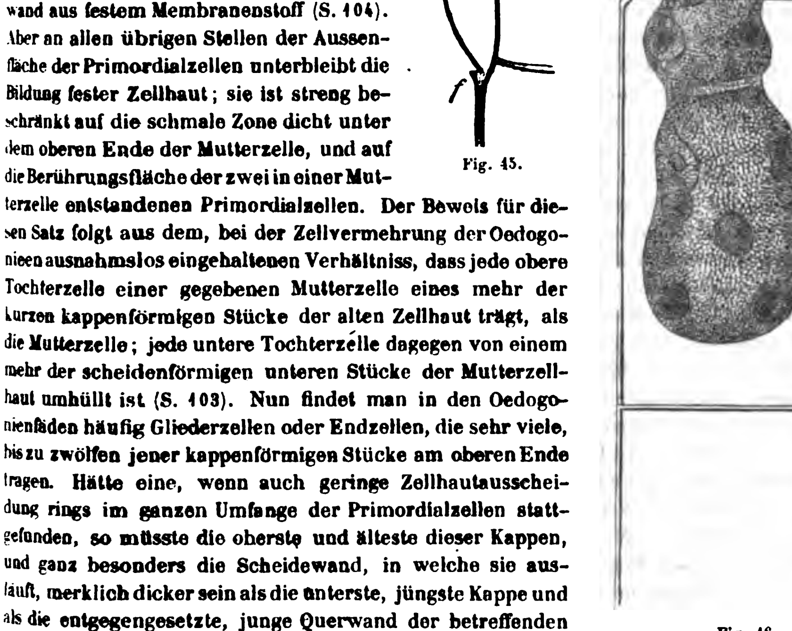

Fig. 46.

Fig. 45. Optischer Längsdurchschnitt der einen Seitenhälfte der Wand einer Zelle des Oedogonium gemelliparum Pringsh., unmittelbar vor dem Aufspringen der Wand mit Kupferoxydammoniak behandelt. *a*. die äusserste, *c*. die innerste Lamelle der Zellhaut, beide nicht quellend. *b*. die mittlere Lamelle derselben, stark aufgequollen. *d*. der Zellstoffring, von elliptischem Querschnitt, die Sonderung in zwei Lamellen deutlich zeigend; von der Einwirkung des Quellungsmittels nur wenig verändert. An dem Kappensystem *e*. am Scheitel der Zelle, sowie an der Scheide *f*. der nächst unteren Zelle ist die Aufquellung der mittleren Zellhautlamelle sehr unbedeutend.

Fig. 46. In Theilung begriffene Zelle des Oedogonium gemelliparum, im Moment des Aufbrechens der Mutterzellhaut mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak behandelt, welches den Ring am Zellhautstoff aufquellen macht, den protoplasmatischen Inhalt contrahirt.

1) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 16, Anm. Die Beobachtung de Bary's in Bot. Zeit. 1858, Beil. 81), dass in Schwefelsäure aufgequollene solche Kappensysteme einen geschichteten Bau,

Die Auffassung aller bisherigen Beobachter der Zelltheilung von Oedogonium, nicht nur die des Entdeckers Pringsheim, auch die de Bary's[1]), welcher v. Mohl beitrat[2]), weicht von der im Vorstehenden gegebenen in dem wesentlichen Punkte ab, dass jene den Inhalt der Mutterzelle vor und während der Theilung im ganzen Umfange Membranenstoff ausscheiden lässt, nur in höherem Maasse an der Stelle, wo der Ring aus Zellhautstoff gebildet wird. Ich vermag nicht, einen thatsächlichen Grund für diese Voraussetzung aufzufinden. De Bary giebt zwar an[3]), die Ringleiste in noch nicht aufgebrochenen Zellen sowohl, als ihr Entwickelungsprodukt (das nun cylindrische Membranstück) zeige deutlich den Uebergang in die innerste Lamelle der Mutterzellhaut. Ich sehe an den betreffenden Stellen nur die Fortsetzung eines und desselben Lichtbeugungssaumes. Die Zellmembranen der mir zu Gebote stehenden Oedogoniumarten zeigen nur nach Anwendung von Quellungsmitteln, wie verdünnte Schwefelsäure, Kupferoxydammoniak, eine Zusammensetzung aus Schichten verschiedener Dichtigkeit, und zwar stets aus nur drei Schichten. Eine mittlere Schicht quillt auf, vorzugsweise in radialer Richtung; die innerste und die äusserste Schicht werden durch diese Quellung passiv gedehnt. Die Quellungsfähigkeit der mittleren Schicht ist am grössten an jungen Membranstücken. Wird eine jüngere, zur neuen Theilung sich vorbereitende Zelle, deren Aufreissen unmittelbar bevorsteht, mit Kupferoxydammoniak behandelt, so schwillt die mittlere Lamelle der Seitenwand bauchig an (*b* in Fig. 45): sie treibt die äussere Lamelle nach aussen, die innere in den Zellraum hinein (Fig. 45, *a* und *c*). In den älteren Theilen der Zellwand, Kappen des Scheitels oder Scheiden des Grundes, ist die Quellung der nämlichen Schicht nur gering (Fig. 45, *e* und *f*), noch geringer an den Querscheidewänden. Der Zellstoffring nimmt an der Quellung nur geringen Antheil (Fig. 45, *d*) offenbar quillt er jetzt mit Kupferoxydammoniak nicht so stark auf, als später. Die Schicht *c* kleidet die Seitenflächen der Zellhöhle continuirlich aus, unter den Kappen und Scheiden sich fortsetzend; von der äussern Lamelle des Zellstoffringes sehe ich sie scharf abgegränzt. — Auch die quellungsfähige Schicht *b* ist in der ganzen Seitenwand zusammenhängend verbreitet; aber jede Kappe oder Scheide hat eine besondere äussere, nicht quellungsfähige Lamelle. Wird einer Zelle im Moment des Aufreissens eine schwefelsäurehaltige Kupferoxydammoniaklösung zugesetzt (die minder quellungserregend wirkt, als eine aus Kupferspänen und Aetzammoniak bereitete), so schwillt nur die Substanz des Zellstoffrings mächtig an, die dichte äussere Lamelle in dem Maasse, dass die Lichtbrechungsdifferenz der beiden Lamellen sofort verschwindet (Fig. 46). Von einem Anschwellen der innersten Lamelle der alten Zellhaut tritt keine Spur hervor, selbst dann nicht, wenn durch Zerdrücken der Zelle der Quellungsflüssigkeit der Weg in deren Innenraum geöffnet wird. — Die Differenzirung der Substanz der neu eingeschalteten Zellhautstücke in eine äussere minder quellende und eine innere, stark quellende tritt noch während der Dehnung des Membranenstücks ein, und wird dautlich, wenn dieses etwa $1/2$ seiner Länge erreicht hat. Die Sonderung einer innersten nicht quellenden Lamelle von der stark quellungsfähigen vollzieht sich aber erst nach vollendetem Längenwachsthum des neuen Membranenstückes.

Die Vorstellung der Beschränktheit der Bildung fester Zellhaut auf umgränzte Stellen der Hautschicht einer Primordialzelle steht in Uebereinstimmung mit der Thatsache, dass die Organisation dieser Hautschicht an verschiedenen Punkten different ist: dass sie namentlich an einzelnen Stellen einen höheren Grad von Dehnbarkeit besitzt als an anderen (S. 15). Die Stellen höherer Dehnbarkeit sind muthmaasslich auch die grösserer Durchlässigkeit für die Lösung des zur Bildung der festen Zellhaut bestimmten Stoffes.

---

eine Zusammensetzung aus so vielen ineinander geschachtelten Schälchen erkennen lassen, als am Rande Ringe vorhanden sind, beweiset nicht gegen die Richtigkeit der obigen Deutung, da die Schichtung einer Membran nachweislich nicht der Ausdruck ihres Wachsthums durch Apposition neuer Lamellen auf eine ihrer Flächen ist, sondern auf Differenzirung der zuvor gleichartigen Membran in Schichten verschiedener Dichtigkeit beruht (§ 26).

1) Abhandl. Senckenberg. Ges. I, p. 39. 2) Bot. Zeit. 1855, p. 719. 3) a. a. O. p. 81.

§ 22.

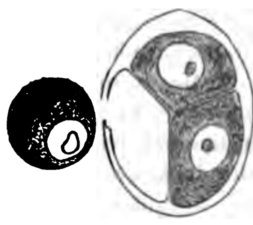
Wiederholung der Membranbildung an der nämlichen Protoplasmamasse.

Die Ausscheidung einer Zellhaut im Umfange einer bis dahin membranlosen Primordialzelle kann sich nach Verlauf eines kurzen Zeitraumes wiederholen. Eine und dieselbe Protoplasmamasse kann sich mit mehreren, in einander geschachtelten Häuten umgeben. Dieser Fall tritt nur dann ein, wenn die Membransubstanz, welche von dem Protoplasma des Zelleninhalts an seiner Aussenfläche ausgeschieden wird, in auf einander folgenden Zeitabschnitten von verschiedenartiger chemischer Zusammensetzung ist. Dafern die Membransubstanz, welche aus dem Zelleninhalt zunächst in flüssiger Form austritt (S. 147), mit der bereits vorhandenen Zellhaut gleichartige chemische Constitution hat, wird sie von dieser als Material der Massenzunahme, des Flächen- oder Dickenwachsthums verändert. Ist sie dagegen von ihr beträchtlich verschieden, so bildet sie an der Innenfläche der bestehenden Membran eine besondere, dieser nicht adhärirende Schicht, welche früher oder später zu einer besonderen Membran erhärtet.

Dieser Vorgang ist mit Sicherheit nur aus dem Entwickelungsgange von Sporen kryptogamer und von Pollenkörnern phanerogamer Pflanzen bekannt. In weitester Verbreitung tritt er auf bei Bildung der Einzelsporen oder Pollenzellen innerhalb der Specialmutterzellen, und der Tetraden innerhalb ihrer Mutterzellen; in geringerer Verbreitung als Anlegung der inneren Häute der Pollenzellen oder Sporen als selbstständige Membranen nach Bildung der äusseren. Er ist mehrfach mit der Differenzirung einer Membran in Schichten verschiedenartigen chemischen Verhaltens verglichen worden[1]), — mit Unrecht, wie das Folgende zeigen wird. — Den sicheren Ausgangspunkt für die Beurtheilung der hier einschlagenden Verhältnisse liefert die Entwickelungsgeschichte der Sporen der Pellia epiphylla (S. 98). Die Wandverdickungen in Form nach Innen stark vorspringender, dicker Ringleisten, welche sich an den Einmündungsstellen der vier eyförmigen Ausstülpungen der Mutterzelle in deren Innenraum bilden, sind offenbare Analoga der Specialmutterzellenwände, die auch in vielen Fällen als leistenförmige, gegen den Mittelpunkt der Zelle hin langsam wachsende Wandverdickungen auftreten (S. 110). Nur wird bei Pellia die Bildung dieser Wände nicht vollendet. Jede bleibt im Mittelpunkte von einem ziemlich weiten Loche durchbrochen. Innerhalb jeder Ausstülpung der Mutterzelle ballt sich protoplasmatischer Inhalt zu einem eyförmigen Ballen, der in seinem ganzen Umfange mit einer neuen, eigenartigen, der Mutterzellhaut nicht adhärirenden Membran sich umkleidet; auch an der Fläche, welche der Communicationsöffnung der Ausstülpung mit dem Mittelraume der Sporenmutterzelle angränzt. Da auch an dieser Stelle die Sporenhaut gebildet wird, so kann sie nicht als innerste Lamelle der Haut der Mutter- oder Specialmutterzelle betrachtet werden. Die gleichen Erwägungen gelten für die Sporen von Phascum cuspidatum, welche zu kugeligen Massen aus Protoplasma sich ballen, die frei im Raume der Mutterzelle inmitten wässeriger Flüssigkeit schweben, und so, ohne im Contact mit der Mutterzellhaut zu stehen, ihre eigenthümliche Membran bilden[2]). Die Mutterzellen der Pollenkörner bei weitem der meisten Phanerogamen, die der Sporen der grossen Mehrzahl der Gefässkryptogamen und Muscineen theilen sich, als Einleitung zur Sporenbildung in vier, selten mehr Fächer, indem sie im Innern Scheidewände aus einer Substanz bilden, welche derjenigen der Mutterzellmem-

1) So von Schacht, in Pringsh. Jahrb. 2, p. 137. »Den Pollenkörnern fehlt die eigentliche primäre Membran, welche mit den ersten Verdickungsschichten, als Nägeli's Specialmutterzelle wieder aufgelöst« wird. 2) Hofmeister, vergl. Unters. 19, p. 73.

bran gleichartig ist. Diese Fächer sind die Specialmutterzellen [1]). In jeder solchen bildet sich eine, sie völlig ausfüllende neue Zelle durch erneute Wandbildung an der Aussenfläche des protoplasmatischen Inhalts: die Membran der Spore oder des Pollenkorns. Die neue Membran adhärirt auf keiner Entwickelungsstufe der Innenfläche der Wand der Specialmutterzelle. Sie ist vom ersten Auftreten an in ihren mikrochemischen Reactionen, ihrer Quellungsfähigkeit und Dehnbarkeit von ihr verschieden. So übertrifft die Wandsubstanz der Specialmutterzellen die der Sporen an Quellungsfähigkeit sehr bedeutend bei Pteris longifolia [2]) und vielen anderen Farrnkräutern, bei Anthoceros laevis und punctatus [3]), Physcomitrium pyriforme [4]), Equisetum limosum [5]), Psilotum triquetrum (vergl. Fig. 16, *l*, *n* S. 82) [6]). Aehnlich verhalten sich die Specialmutterzellmembranen im Gegensatz zu den Häuten der Pollenkörner bei Juniperus communis, Beotia orientalis. Die Haut der jungen Pollenzelle ist weit dehnbarer als die der Specialmutterzellen bei sehr vielen Phanerogamen. Wenn der Inhalt der jungen Pollenzelle endosmotisch Wasser aufnimmt, wird die Membran derselben expandirt, die der Specialmutterzelle gesprengt. Aus dem Risse gleitet dann die junge Pollenzelle hervor. So bei Althaea rosea und anderen Malvaceen, den Arten von Iris, Cucurbita, Passiflora (Fig. 47). — Abweichungen der mikrochemischen Reactionen der Wände der Specialmutterzellen und der jungen Pollen- oder Sporenzellen sind allgemein verbreitet. Erstere bläuen sich mit Iod und Schwefelsäure oder mit Iodkaliumiod leicht, letztere schwieriger oder gar nicht.


Fig. 47.

Bei der Anlegung von zusammengesetzten Pollenkörnern umgiebt sich der gesammte Inhalt der Pollenmutterzelle mit einer neuen, von der bisher vorhandenen chemisch und physikalisch verschiedenen Membran, bevor die Theilung des Zelleninhalts in vier oder mehrere Tochterzellen eintritt. So bei der Bildung der Pollentetraden der Orchideen, Pyrolae und der Periploca graeca [7]), der vier-, acht- bis vierundsechszigzelligen Pollenkörner von Arten der Gattungen Acacia und Inga [8]).

Die Substanz der Membran mancher Pollenkörner und Sporen reagirt beim ersten Sichtbarwerden als Zellhautstoff (§ 29); sie färbt sich mit Iod und Schwefelsäure mittlerer Concentration blau, und zwar in ihrer ganzen Masse. Später erst differenzirt sie sich in eine äussere, cuticularisirte Lamelle und eine innere Schicht, die den Charakter des Zellhautstoffs behält. Beide Schichten wachsen fortan durch Intussusception in die Dicke. So der Pollen von Najas, Zostera, der darauf untersuchten Abietineen, wie Pinus balsamea, Abies L., Laricio Poir., Larix. Andere Pollenzellen lassen sofort bei der Erhärtung ihrer Wand eine Zusammensetzung derselben aus einer äusseren, cuticularisirten, und einer inneren Zellhautstoffschicht erkennen: so die Tetraden von Phajus Wallichii [9]) (vergl. Fig. 41, S. 149). Auch hier wachsen dann beide Membranlamellen durch Intussusception.

Bei vielen Pollenkörnern und Sporen endlich — wahrscheinlich bei der Mehrzahl derarti-

Fig. 47. Optischer Durchschnitt eines Complexes von vier Specialmutterzellen (in die Durchschnittsebene fallen deren nur drei) des Pollens von Passiflora coerulea, deren jede eine Pollenzelle enthält. Die Pollenzelle unten links hat, in Wasser anschwellend, die Specialmutterzelle gesprengt und tritt aus dem Risse aus.

1) Nägeli, zur Entw. des Pollens, Zürich 1842, p. 11.
2) v. Mohl, Flora 1833, Tf. 1 und verm. Schr. Tf. 2, f. 17c.
3) v. Mohl, Linnaea 13, p. 282 u. verm. Schr., p. 89. 4) Hofmeister, vergl. Unters. 74.
5) Sanio in Bot. Zeit. 1856, p. 177; Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 283.
6) von K. Müller wurde, dieses Aufquellens halber, die Sporenmutterzelle als von den Sporen weit abstehende Blase, die Sporenbildung als freie Zellbildung angesehen: Botan. Zeit. 1846, p. 662.
7) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 643 ff. 8) Rosanoff in Pringsh. Jahrb. 4.
9) Hofmeister a. a. O. 649.

ger Gebilde — erhält die neu angelegte Membran schon sehr frühe in ihrer ganzen Masse die Beschaffenheit einer Cuticula. Wenn dann der Zelleninhalt an seiner Aussenfläche weitere Membransubstanz von der Cellulose gleichartiger Beschaffenheit aussondert, so wird diese als solche nicht von der cuticularisirten Zellhaut aufgenommen und eingelagert, sondern sie sammelt sich allmälig zu einer zusammenhängenden, messbar dicken, vorerst halbflüssigen Schicht, die weiterhin, oft erst später, zur innersten, aus Zellhautstoff bestehenden Membran des Pollenkorns (der Intine) oder der Spore (dem Endosporium) erhärtet. Diese Schicht ist zusammenhängend auch an den Stellen, an welchen die erst gebildete Membran mancher Pollenkörner, z. B. derer von Mirabilis, unterbrochen und durchlöchert ist. Sie verschliesst diese Löcher: ein weiterer Beweis dafür, dass sie nicht als eine abweichend beschaffene innere Lamelle derselben Membran betrachtet werden kann. Die weiche Beschaffenheit der innersten Membran erhält sich lange z. B. bei den Pollenzellen von Mirabilis Jalapa und longiflora, von Geranium sanguineum [1]), den Sporen von Equisetum limosum [2]) — bei den ersteren erfolgt die Erhärtung der inneren Membran erst nach dem Verstäuben, bei Beginn der Pollenschlauchentwickelung; bei den letzteren erst nach der Ausstreuung der Sporen aus dem Sporangium im Anfange der Keimung. — Ferner bei den Makrosporen der Rhizokarpeen Pilularia und Salvinia, den Makrosporen der Selaginella hortorum Mett. Die Cellulosemembran dieser erhärtet noch vor der Keimung.

§ 23.

Beschaffenheit der neu erhärteten Zellhaut.

Die eben fest gewordene Zellhaut, durch künstliche Zusammenziehung oder durch Austreibung des Zelleninhalts von diesem getrennt, erscheint beinahe allerwärts als eine zarte, durch und durch gleichartige, glasähnlich durchsichtige Membran, in welcher mit den besten optischen und mit chemischen Hülfsmitteln keinerlei feinerer Bau sichtbar gemacht werden kann.

Eine scheinbare Ausnahme von dieser allgemeinen Regel bieten viele Zellenwände, die mit Luft oder Wasser in Berührung treten, sei es sofort bei ihrer Bildung, sei es später. Die Haut solcher Zellen zeigt schon bei ihrem ersten Sichtbarwerden eine, meist nur mit den vollkommensten Instrumenten wahrzunehmende, feinkörnige Beschaffenheit der freien oder künftig frei werdenden Aussenfläche; und erweist sich bei Behandlung mit die Zellhaut färbenden Reagentien, mit Iod und Schwefelsäure z. B., dort zusammengesetzt aus zwei verschiedenartigen Schichten. Die innere homogene, der jugendlichen Haut eingeschlossen bleibender Zellen in allen Stücken ähnliche, bläuet sich oder bleibt farblos. Die äussere körnige, in welcher Theilchen stärkeren Lichtbrechungsvermögens zwischen Theilchen geringeren Lichtbrechungsvermögens gelagert sind, der Säure kräftiger widerstehende nimmt gelbe Färbung an. Die erstere wird als Zellstoffhaut, die letztere als Cuticula bezeichnet (vergl. § 29).

Es sind namentlich die Schwärmsporen vieler Algen, bei denen die Beobachtung nicht zu entscheiden vermag, ob die Bildung der Cuticula derjenigen der Zellstoffhaut vorausgeht, sie begleitet oder ihr folgt. Dies gilt insbesondere von den durch ihre Grösse und durch den Umstand, dass der Beginn der Membranbildung mit deutlicher Aenderung der äusseren Form zusammenfällt, der Untersuchung am bequemsten sich darbietenden Schwärmsporen die Vaucherien. Die Haut der eben nur zur Ruhe gekommenen und kugelig gewordenen Schwärmspore von Vaucheria sessilis (clavata) oder terrestris, durch Behandlung mit verdünnter Schwefel- oder Salpetersäure oder mit Chlorzinkiod vom schrumpfenden Inhalt getrennt, zeigt bei grosser Zartheit, bald mehr bald minder deutlich, doch stets eine körnige Aussenfläche, die bei längerer Maceration in concentrirter Schwefelsäure als äusserst dünnes Häutchen zurückbleibt, während die von Innen ihr angränzende Schichte verschwindet. Aehnliche Erscheinungen zeigen

1) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, p. 115 ff. 2) Hofmeister, dieselbe Zeitschr. 3, p. 289.

sehr junge, aus der gesprengten Mutterzelle befreite Sporen von Phascum cuspidatum, von Borrera ciliaris, und mit besonderer Deutlichkeit die Haut der Pollentetraden der Orchidee Phajus Wallichii (S. 149).

Das Erscheinen der Cuticula folgt dagegen erst nach geraumer Zeit dem der Zellstoffhäute an den Embryonen der Phanerogamen und höheren Kryptogamen. Dass die Zellmembran der unbefruchteten oder eben befruchteten Keimbläschen, wie die der Zellen des Vorkeims, welcher aus den ersten Theilungen der eben befruchteten hervorgeht, aus einer (so weit sie nicht der Embryosackhaut anhaftet) ziemlich gleich dicken Schicht gleichartiger Substanz besteht, dass sie nie aus Lamellen verschiedenen Verhaltens, oder aus Fasern oder punktförmigen Körpern zusammengesetzt erscheint, ist sicher. Erst das aus Wachsthum und Zellvermehrung des unteren Endes des Vorkeims hervorgehende Embryokügelchen der Phanerogamen zeigt allerwärts eine, oft stark entwickelte Cuticula, die also um vieles später in die Erscheinung tritt, als die von ihr bedeckten Zellstoffschichten der Haut[1]).

Aehnlich verhält sich die zeitliche Aufeinanderfolge der Bildung der zunächst homogenen Zellhäute und des Auftretens einer Cuticula an ihrem an den Aussenflächen solcher Theile der entwickelten Pflanze, welche ursprünglich inneren Geweben angehören, später aber mit Wasser oder Luft in Berührung treten: an der Oberfläche der bleibenden Theile von Wurzeln nach dem Austritt aus den Zellschichten der Wurzelmütze; an Adventivsprossen, die tief im Innern von Organen entstehen. Es ist jenes frühe Auftreten der Cuticula an Schwärmsporen u. s. w. nur eine, sehr frühzeitig, im Momente der Erhärtung der Membran erfolgende, der mannichfachsten Weisen der Differenzirung der Zellhaut zu ihrem Verhalten von einander abweichenden Schichten, auf welche weiterhin zurückzukommen sein wird (vgl. § 26, 29).

§ 24.

Wachsthum der Zellhaut. Flächenwachsthum.

Die Art und Weise, in welcher die Masse der Zellhaut zunimmt, entzieht sich der unmittelbaren Untersuchung. Keine der Beobachtung zugängliche Thatsache deutet darauf hin, dass das Wachsthum der jungen Zellhaut nach den drei Richtungen des Raumes anders erfolge, als durch Intussusception: durch Einlagerung neuer kleinster, direct nicht wahrnehmbarer Theilchen in die Zwischenräume der, optisch nicht erkennbaren, vorhandenen kleinsten Theile der Membran. Dies gilt ausnahmslos von dem Wachsthum der Zellmembran in der Richtung der Fläche[2]). Die Zellwand besitzt auch da, wo sie die stärkste Neubildung, das lebhafteste Wachsthum in die Länge und Breite zeigt (an der Spitze eines kräftig vegetirenden Fadens einer Cladophora oder Vaucheria z. B.), alle bezeichnenden Eigenschaften der Zellwand überhaupt. Sie ist in ähnlicher Weise elastisch, sie leistet der Einwirkung von Wasser, Säuren und Alkalien in gleicher Art Widerstand, wie die älteren Theile der Zellhaut.

Innerhalb einer gegebenen Zeit erfolgt das Wachsthum der Haut einer Zelle in der Regel vorwiegend entweder in die Länge und Breite oder in die Dicke. Zellen, welche die Flächenausdehnung ihrer Wand beträchtlich vergrössern, verdicken währenddem diese Wand nur wenig und umgekehrt.

---

1) Karsten in Bot. Zeit. 1848, p. 731. Dass die Cuticula (Hüllhaut Karsten's) auch den Embryoträger mit alleiniger Ausnahme der Ansatzstelle desselben am Embryosacke überziehe, wie Karsten will, davon konnte ich mich in keinem Falle überzeugen.

2) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 281.

Es ist keine Zelle bekannt, deren Haut nicht ein Flächenwachsthum zeigte, nicht im Laufe der Vegetation eine grössere Oberfläche erhielte, als sie bei der Entstehung besass. Auch der Fortpflanzung dienende Zellen, z. B. Mutterzellchen von Samenfäden, Sporen, Pollenkörner sind hiervon nicht ausgenommen Sie alle nehmen nach der Bildung, beziehendlich nach dem Freiwerden aus der Mutterzelle, an Umfang zu, wenn auch oft nur mässig doch merklich.

Beispiele allseitig gleichmässigen Flächenwachsthums der Zellhaut sind nicht häufig. Die Sporen einer Anzahl von Kryptogamen und manche Pollenkörner sind die einzigen bekannten Zellen, welche einen vollen Hauptabschnitt ihres Lebens hindurch die bei der Entstehung empfangene Gestalt beibehalten, obwohl sie an Umfang zunehmen. Dahin gehören polygonale, gleich bei der Bildung die Mutterzelle ausfüllende Sporen (wie u. v. A. die von Anthoceros laevis, Isoëtes lacustris, Lygodium scandens, Selaginella Martensii) und Pollenkörner (Oenothera, Geranium, Cephalanthera, Althaea rosea z. B., und sehr allgemein die zu Tetraden oder noch mehr Glieder zählenden Gruppen verbundenen Pollenzellen). — Die bei voller Ausbildung kugeligen Zellen vieler niederer Algen und Pilze (Palmella, Pleurococcus, der Hefe u. v. A.) erhalten diese Form durch ungleichartiges Wachsthum ihrer Membran. Bei ihrer Entstehung durch Theilung einer Zelle oder durch Abschnürung von einer Mutterzelle waren sie von einer ebenen und einer doppeltgekrümmten Fläche begränzt. Auf örtlich stärkerem Wachsthum der Zellhaut beruht nicht minder die Abrundung der scharfen Kanten der meisten, innerhalb eckiger Specialmutterzellen entstandenen Pollenkörner und vieler solcher Sporen. — So zeigt sich schon an diesen einfachsten Zellenformen eine Localisirung des Wachsthums der Membran in Richtung der Fläche. An Zellen complicirterer Formen ist eine relative Bevorzugung des Flächenwachsthums der Haut an bestimmten Stellen, oder die Beschränkung dieses Wachsthums ausschliesslich auf solche Stellen eine ganz allgemeine Erscheinung.

Das örtliche Flächenwachsthum der Zellhaut tritt in zwei wesentlich verschiedenen Formen auf. Es ist entweder über gürtelförmige Regionen der Zellwandung verbreitet, so dass die gewachsenen Membranflächen zwischen die vorhanden gewesenen eingeschoben erscheinen: intercalares Wachsthum der Zellhaut. Es ist dadurch gekennzeichnet, dass es zwar das Verhältniss des grössten und des kleinsten Durchmessers der Zelle, nicht aber ihre Grundform ändert. Dies der häufigste Fall, für welche jede Streckung der Zellen eines in Längenwachsthum begriffenen Pflanzentheils Beispiele bietet. — Oder die Zellhaut wächst in (meist kreisförmig) umschriebenen Stellen der Art, dass die Intensität der Flächenausdehnung von den Rändern nach einem Punkte im Innern einer solchen Stelle hin stetig zunimmt. Dauert die Neubildung im Centrum der kreisförmigen wachsenden Membranstelle längere Zeit an, während sie von den Rändern her allmälig erlischt, so wird eine aus der halbkugeligen durch die paraboloïdische in die Cylinderform übergehende, auf der Tangente des Entstehungsorts senkrechte Ausstülpung der Zelle gebildet; liegt der Ort intensivsten Flächenwachsthums der Zellhaut excentrisch in der umgränzten Stelle, so ist die Ausstülpung zur Tangente ihrer Ursprungsstelle geneigt. Dies die beiden häufigsten Formen des Spitzenwachsthums der Zellhaut[1]. In anderen Fällen ist der

1) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 3 u. 4, p. 81.

Ort dauernden Wachsthums der Membran ein bandförmiger Streifen; es bildet sich eine nach aussen vorragende Falte der Zellhaut. Diese Vorgänge vermitteln alle Verästelung, wie die Verlängerung von nur an einem oder zweien Endpunkten wachsender Zellen.

So nicht allein das Längenwachsthum der Spitzen und die Verzweigung aller Fadenalgen und Fadenpilze — einzelliger wie aus Zellenreihen bestehender —, der Haargebilde ober- und unterirdischer Organe, der Pollenschläuche, sondern auch, wiewohl vielfach durch gleichzeitige ähnliche Entwickelung der Membranen unmittelbar benachbarter Zellen verdeckt, diejenige Grössenzunahme der Zellen der Scheitelgegenden der Vegetationspunkte vielzelliger Gewächse, welche die Vermehrung ihrer Zellenzahl einleitet, jeder Zellentheilung voraufgeht. Z. B. die der Scheitelflächen der Endzellen von Stämmen, der Aussenflächen der Anfangszellen vielzelliger appendiculärer Organe. In vielen dieser Fälle ist der Ort stärksten Wachsthums der Membran nicht ein Punkt, sondern eine Linie, die über ganze Systeme von Zellen sich fortsetzt: über einen geschlossenen Ringgürtel des Stammendes bei Anlegung der Blätter der Equiseten, Palmen, vieler Gräser; der Integumente der Eychen, über eine unvollständige Zone des Knospenendes bei Bildung anderer Blätter u. s. f. — Sehr häufig zeigen die Seitenflächen von Epidermiszellen an bestimmten, in den einander benachbarten Zellen regelmässig abwechselnden Stellen ein Spitzenwachsthum, bei welchem die Stelle andauernder Flächenzunahme ein auf der Aussenwand der Zelle senkrechter Strich ist. Die Seitenwände der Zellen werden dadurch knickbogig oder wellenlinig. So bei den meisten Blättern dikotyledoner Gewächse, überhaupt bei in Richtung der Fläche stark entwickelten Organen, bei denen nicht eine der Dimensionen der Ebene ganz besonders bevorzugt ist. Auch beschränkt sich das Vorkommen von Spitzenwachsthum der Zellhaut nicht auf die Zellen der Aussenfläche der Pflanze. Unter den Zellen im Innern geschlossener Gewebe sind es vor Allen die Holz- und Bastzellen, welche durch das Ineinanderschieben der sich immer mehr zuspitzenden oberen und unteren Enden, oft auch durch ihre Verästelung und durch das häufige, von Verschiebung und Zerstörung angränzender Zellen begleitete Eindringen in benachbarte Gewebe ein solches Wachsthum zu erkennen geben. Geschlossene Massen von Holz- und Bastzellen bestehen in Vegetationspunkten aus einem Gewebe mit flachen, nahezu horizontalen queren Wänden. Die Zuschärfung der Enden erfolgt, indem an bestimmten, dem Seitenrande der zwei übereinander stehende Zellen trennenden Querscheidewand nahen Stellen der Endflächen Spitzenwachsthum eintritt. In der unteren Zelle ist dasselbe nach oben gerichtet; an einer anderen jener fernsten Stelle der Querwand geht das Spitzenwachsthum der oberen Zelle nach unten. Ist die Stelle intensivsten Flächenwachsthums der Querwände eine Linie, so werden die Zellenenden keilförmig zugeschärft, so z. B. die Zellen des Cambium und Holzes der Rübe von Apium graveolens, des Stammes der Aeschynomene paludosa. (Die Linie stärksten Wachsthums steht in allen diesen Fällen zur Stammachse radial). Ist der Ort intensivsten Flächenwachsthums ein Punkt, so werden unten die Endflächen der Zellen konisch oder pyramidal zugespitzt: so bei der grossen Mehrzahl von Holz- und Bastzellen. Besonders leicht lässt sich dieser Vorgang in den fortwachsenden Stammenden von Farrnkräutern mit dicken, aus Bastzellen zusammengesetzten Gefässbündelscheiden beobachten[1]). Die Zellen, deren Enden in solcher Weise sich zuspitzen, werden als Prosenchymzellen von den breit endenden Parenchymzellen unterschieden. In den parenchymatischen Zellen trifft der grösste Längsdurchmesser der Zelle in rechtem oder wenig spitzem Winkel beiderseits mitten auf Zellwände; in prosenchymatischen in den Scheitelpunkt der Innenwölbung der pyramidal oder konisch verjüngten Zellenenden, oder auf die Innenkante jener unter spitzem Winkel einander schneidenden Membranen.

Die Zellen des Cambium der Laub- und Nadelhölzer erhalten sehr frühe schon die prosenchymatische Beschaffenheit, ausgenommen diejenigen, welche als Mutterzellen von Markstrahlenzellen functioniren. Die cambialen Zellen differenziren sich von dem ihnen angrän-

---

1) Hofmeister in Abh. K. Sächs. Ges. d. Wiss. V, Tf. III, f. 15. 16.

zenden Gewebe dadurch, dass sie während der Längsstreckung der aus dem Knospenzustande hervortretenden Internodien in der Theilung durch Querwände hinter jenen zurückbleiben. — Schon während dieser Längsstreckung schärfen sich ihre Enden zu. Nach Vollendung des Längenwachsthums der Internodien zeigen sie ganz allgemein auf dem Tangentialschnitte Zuspitzung beider Enden. Der Längendurchmesser der cambialen Zellen ist bei verschiedenen Holzgewächsen sehr verschieden: ihre Gestalt aber in allen Fällen derjenigen der ausgebildeten Holzzellen ähnlich, in vielen ihr gleich[1]). Der letztere Fall tritt besonders dann ein, wenn die Cambiumzellen eine sehr langgestreckte Form besitzen; so bei Coniferen. Aber selbst bei diesen zeigen die Enden der Bastzellen ein ansehnliches Spitzenwachsthum. Und ein ebensolches Spitzenwachsthum der Holzzellen, mindestens der bastähnlichen ist allgemein bei den Holzpflanzen mit kurzen Zellen des Cambium, wie namentlich den Leguminosen. — Auch die Zellen des oberen und unteren Randes der Markstrahlen zeigen in weiter Verbreitung ein Wachsthum, welches unter den Begriff des Spitzenwachsthums der Wand fällt, nur dass der Ort intensivster Flächenzunahme der Wand eine Linie ist: die obere Kante der Zellen, bei denen des oberen Randes der Markstrahlen, die untere bei denen des unteren. In allen von mir darauf untersuchten Fällen sind die Markstrahlen im Cambium niedriger, meist auch schmäler, als im Holze, und noch grösser ist der Unterschied ihrer Dimensionen, namentlich auch der Breite, im Cambium und in der secundären Rinde. Am schlagendsten tritt dieses Verhältniss bei Cupressineen und Juniperineen hervor. Im Cambium der Juniperus virginiana zeigt der tangentiale Durchschnitt der Markstrahlen eine Zusammensetzung aus nur einer oder zweien superponirten Zellen und eine sehr geringe Höhe; im Holze wächst die Zahl der Zellen bis auf 8, die Höhe des Markstrahls bis auf das Doppelte; in der secundären Rinde jene Zahl rasch auf 10, diese Höhe fast auf das Vierfache. Auch bei Laubhölzern walten analoge Verhältnisse ob, wie nachstehende Tafel zeigt. Es beruht auf dem Eintritt longitudinalen Wachsthums der Markstrahlen, dass dieselben auf radialen Durchschnitten in der cambialen Region mehr oder weniger tief eingeschnürt erscheinen. Diese Abnahme des Längendurchmessers ist zwar in keiner der mir bekannten Abbildungen ausgedrückt, sie ist aber durchwegs vorhanden. Sie ist von beiden Seiten, vom Holze und von der Rinde her, eine sehr plötzliche, wenn Hölzer unseres Klimas während der Winterruhe untersucht werden. Denn zu dieser Zeit besteht das cambiale Gewebe aus einer einzigen Zellschicht, dem Cambium in engstem Sinne. Die von dieser Ringschicht centripetal als Holz, centrifugal als Rinde abgeschiedenen Gewebe haben sich, was Flächenwachsthum der Membranen betrifft, bis dicht an den dünnen Cambiummantel zu Holz- oder Rindenzellen entwickelt. Diese Markstrahlen der Rinde wie des Holzes verlaufen mit parallelen oberen und unteren Kanten bis dicht an das Cambium, und die Einschnürung des Markstrahls beschränkt sich auf die eine Zellschicht des Cambium. Sie wird deshalb leicht übersehen. Um so augenfälliger zeigt sie sich an radialen Durchschnitten, die während des energischesten Dickenwachsthums von Achsen unserer Holzgewächse angefertigt wurden. — In den älteren Theilen der secundären Rinde wird das longitudinale wie das transversale Wachsthum der Markstrahlen excessiv. In Folge jenes treten übereinander stehende Markstrahlen häufig zu Längsreihen zusammen. Die Zunahme der Ausdehnung der Rindenmarkstrahlen in transversaler Richtung zieht die Maschen des Netzes aus Bündeln von Bast- und dünnwandigen gestreckten Zellen der secundären Rinde in die Breite, — so bei Fagus; — oder indem zu ihr auch Wachsthum und Vermehrung dünnwandiger gestreckter Zellen sich gesellt, wird die regelmässige Anordnung der Gruppen gestreckter Zellen zwischen den Markstrahlen zur Unkenntlichkeit zerstört: sehr frühe schon bei Cinchona und bei Viburnum Lantana, später erst bei Quercus u. A.

---

1) Die weitverbreitete Ansicht, die Zellen des Cambium seien nicht an den Enden zugespitzt, und erst nach dem Hervortreten aus dem cambialen Zustande erlangten Holz- und Bastzellen prosenchymatische Form (vgl. z. B. Schacht, Lehrb. 1, p. 229, 231) ist thatsächlich unrichtig.

Maasse in Mikromillimetern von Gewebeelementen der Stämme einiger Holzgewächse.

(Die gemessenen Organe sind stets dem nämlichen Querschnitt desselben Stammes oder Astes entnommen).

	Robinia Pseudacacia, 7jähriger Ast.	Fagus sylvatica, 49jähriger Stamm.	Quercus pedunculata, 5jähriger Ast.	Viburnum Lantana, 4jähriger Ast.	Cinchona Calisaya, Ast von 2 Cm. Durchmesser.	Juniperus virginiana, 8jähriger Ast.
Mittlere Länge der Cambiumzellen	201,4	413	528,2	339	786,6	1511,8
Mittlere Länge der gefässähnlichen Holzzellen	308	—	—	1179 Max. 1526	—	2020
Mittlere Länge der bastähnlichen Holzzellen	301,4	533,3; Max. 986,6	712, Max. 1030	— —	1819,8	—
Mittlere Länge der Gefässzellen des Holzes	205	404,3	—	615,6	—	—
Mittlere Länge der Gitterzellen der jungen secundären Rinde . .	212,8	520	—	—	—	—
Mittlere Länge der Bastzellen der jungen secundären Rinde . .	798	—	1292	403	1152,6	2183; Max. 2624
Maximale Länge des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen im Cambium	321	437	178,6	338,2	466,2	49,3
Maximale Breite des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen im Cambium	41,8	76	11,4	47,1	56,7	14,4
Mittlere Länge des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen im jungen Holze	376,2	519,6	285	567	630	95
Mittlere Breite des tangentalen Durchschnitts eer Markstrahlen im jungen Holze	43,7	77	19	37,8	75,6	19
Mittlere Länge des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen in der jungen secundären Rinde	342	912	468	504	744	172,3
Mittlere Breite des tangentalen Durchschnitts der Markstrahlen in der jungen secundären Rinde	57	66	31,5	76	75,6	26,6

Auch innerhalb geschlossener Gewebe kommen Verästelungen von Zellen vor, die auf dem Eintritt örtlichen Spitzenwachsthums der Membran seitlicher Flächen von Zellen beruhen. So die zwei- bis achtarmigen verzweigten Zellen der Luftlückenwände in den Blättern der Nymphaeaceen [1]), die zwei- bis dreiarmigen Bastzellen im Marke der Rhizophora Mangle [2]), die viel- und krausverzweigten, wenig in die Länge gestreckten Zellen der secundären Rinde von Pinus Picea L. [3]), die ästigen Bastzellen im Blatte von Thea viridis, Camellia japonica [4]). Auch die Enden der langgestreckten, weiten Bastzellen derselben Tanne, sowie die Bastzellen der Rinde der Cinchonen, des Viburnum Lantana und die dickwandigen Zellen im Marke von Menispermum canadense sind nicht selten verzweigt. Den höchsten Grad der Verzweigung erreichen diejenigen Zellen (Bastzellen oder bastähnliche), welche zu anastomosirenden Milchsaftgefässen sich ausbilden. Gestreckte Zellen im Innern geschlossenen Parenchyms treiben apicale und laterale Ausstülpungen, welche zwischen die Wände angränzender Zellen sich eindrängen, häufig aufeinandertreffen und an solchen Berührungsstellen die trennenden Membranen verschwinden lassen, so dass die von Milchsaft erfüllten Innenräume in Communication treten [5]).

Spitzenwachsthum der Haut zeigen ferner häufig die an weite Gefässe angränzenden engeren Zellen des Holzes dikotyledoner Bäume [6]) unsers Klimas wie der Tropen (z. B. an der Malpighiacee Banisteria nigrescens) [7]), und auch tropischer Kräuter, z. B. Ipomaea tuberosa L., indem sie unter Umständen die dünnsten Stellen der von der Höhle des Gefässes sie trennenden Wand zu einer in jene hinein sich ausdehnenden umfangreichen Aussackung, einer Thylle, entwickeln. Desgleichen die Endmembranen der Zellen von Zygnemaceen, namentlich von Spirogyren, die oft, an einer ringförmigen Stelle stark in die Fläche wachsend, Einstülpungen der Membran bilden, die eine Strecke weit ins Innere des Zellraums reichen. Nicht selten werden dann die äusseren Schichten der Zellhaut an der Verbindungsstelle zweier Zellen des Fadens durch das Dehnungsstreben dieser eingestülpten Querwände gesprengt und die Zellen vereinzeln sich [8]). Endlich auch der Embryosack vieler Phanerogamen (Personaten, Loaseen, Santalaceen u. A.) in dem Hervortreiben blinddarmähnlicher Ausstülpungen seiner Haut; in nicht wenigen Fällen auch durch die Bildung linearer, selbst ringförmiger Falten in der Nähe des Punktes, wo der Pollenschlauch auf seine Aussenfläche traf (Scrophularineen, Campanulaceen) [9]).

---

1) Meyen Phytotomie, Berlin 1830, Tf. 4, f. 1—13. Die Entwickelung beginnt oft vor Ausbildung der Luftlücken.

2) Schleiden, in Wiegmann's Archiv 1839, I. Tf. 6, f. 10, 11; Beitr. z. Bot. Tf. 2, f. 23, 24.

3) Schacht, Pflanzenzelle, Tf. 6, f. 18, 19. Die Mehrzahl der mit ihren Auszweigungen in einander geschränkten, zu länglichen Platten vereinigten Zellen ist stärker verzweigt, als die dort abgebildeten. Es kommen gelegentlich auch völlig unverzweigte parallelepipedische Zellen darunter vor.

4) Mirbel u. Payen in Mém. acad. Paris, 22, Tf. 7, 8.

5) Unger, Annalen des Wiener Museums, 3, 1. Anhang. — Schacht in Bot. Zeit. 1850, p. 579. Schacht's Nachweisung wurde seitdem allgemein bestätigt: vergl. insbesondere Hanstein, Die Milchsaftgefässe, Berlin 1864. — Vor 1850 war die Meinung weit verbreitet, alle oder doch viele Milchsaftgefässe seien Intercellularräume, durch Auseinandertreten von Zellwandungen entstanden: so z. B. Anonymus in Bot. Zeit. 1846, p. 833.

6) Bot. Zeit. 1845, p. 241 (Anonym.).

7) Karsten, Vegetationsorg. d. Palmen in Abh. Berl. Akad. 1847. Tf. 6, f. 9.

8) Schleiden in Wiegmann's Archiv 1839, 1, p. 286, Beitr. z. Bot., p. 79.

9) Tulasne in Ann. sc. nat. III. S. XII. Hofmeister in Pringsheim's Jahrbücher, 1, p. 142, und in Abhandl. Sächs. G. d. W. 5, p. 535.

§ 25.

Wachsthum der Zellhaut in die Dicke, centripetales Dickenwachsthum.

Jede pflanzliche Zellmembran nimmt nach ihrer Anlegung an Dicke zu, ihr Durchmesser senkrecht auf die Fläche wächst. Die Beobachtung zeigt, dass diese Zunahme kaum irgendwo in der ganzen Masse der Membran gleichmässig erfolgt. In dieser Beziehung sind zunächst zwei Modificationen der Verdickungsweise pflanzlicher Zellhäute zu unterscheiden. Entweder geschieht die Vergrösserung des Querdurchmessers der Haut nach dem Mittelpunkte der Zelle hin. Die Zellwand erscheint nur an ihrer inneren Fläche an Masse gewachsen, nicht an der äusseren. Das Dickenwachsthum der Membran ist centripetal, es führt zur absoluten oder relativen Verkleinerung des Zellraums. Oder im umgekehrten Falle erfolgt die Verdickung der Zellwand in centrifugaler Richtung, unter Beibehaltung oder Zunahme der ursprünglichen Ausdehnung des Zellraums. — Die Verengerung desselben wird auch bei centripetalem Dickenwachsthum durch gleichzeitige Flächenausdehnung der Zellmembran häufig völlig verdeckt. Die Verkleinerung der Zellhöhlung ist dann nur relativ. Zur Entscheidung der Frage, ob in solchem Falle die Zellmembran in ihrer ganzen Masse, oder innerhalb bestimmter Schichten an Dicke zugenommen habe, bedarf es der Feststellung des Orts der äusseren Umgränzung der Zellhaut vor dem Beginn der Verdickung. Die zur Bestimmung der ursprünglichen Aussenfläche einer Zellhaut erforderlichen festen Punkte geben bei zu Geweben verbundenen Zellen die Gränzen der nachbarlichen Zellwände, deren äusserste Schichten sehr häufig ein eigenartiges Lichtbrechungsvermögen, oder besondere mikrochemische Reactionen besitzen, bei freien Zellen die von der Substanz der sich verdickenden inneren Schicht sehr frühe schon unterscheidbare Cuticula, und wo diese fehlt (bei Pollenmutterzellen z. B.) die durch den Entwickelungsgang vieler solcher Zellen bedingten scharfen Ecken und Kanten des äusseren Umrisses. Die zweifelhaften Fälle der Verdickung einer Zellhaut von durchgehends gleichartiger Masse, einer Verdickung während deren weder der Zellraum sich verkleinert, noch sich abrundet, müssen bei dem ungleich häufigeren Vorkommen centripetaler Verdickungsweise der Wand der Analogie halber dieser Form des Dickenwachsthums zugerechnet werden. Dies centrifugale Dickenwachsthum, die Zunahme der Masse der Zellhaut an ihrer Aussenfläche, kann nur da mit Sicherheit aus den Erscheinungen erschlossen werden, wo auf dieser Aussenfläche Hervorragungen sich bilden: ein Vorgang, der nur an freien Aussenwänden von Zellen bekannt ist.

In der überwiegenden Mehrzahl von Zellen mit verdickter Haut erfolgt das centripetale Dickenwachsthum der Membran nur während deren frühester Jugend im ganzen Umfange gleichmässig. Bei vorrückender Entwickelung der Zelle verlangsamt es sich oder erlischt es an bestimmten Stellen der Zellhaut, während es an den Uebrigen noch fortdauert. — Ganz allgemein ist die Erscheinung, dass die centripetale Verdickung der Zellwand darauf hinwirkt, den Innenraum der Zelle abzurunden, der Kugelform zu nähern; ein Bestreben das in einzelnen Fällen (in den Pollenmutterzellen der Liliaceen, Irideen z. B.) bei sehr unregel-

mässig vieleckiger ursprünglicher Gestalt der Zellen vollständig, anderwärts annähernd erreicht wird (z. B. in den Zellen des Eyweisskörpers der Kiefern am Schluss der ersten Vegetationsperiode, in den Sporenmutterzellen der Pellia epiphylla[1]); aber auch da wo es minder scharf hervortritt durch stärkere Verdickung der Ecken und Kanten polyëdrischer Zellen bildenden Wandtheile sich zu erkennen giebt. In den Ecken und Kanten wächst die Zellhaut offenbar in centripetaler Richtung stärker in der Dicke, als auf ihren Flächen, und die Intensität des Dickenwachsthums nimmt vom Mittelpunkt jeder Fläche aus nach deren Kanten stetig zu.

Neben und in diesen, sehr allmälig in die dickeren Stellen der Wandung übergehenden minder verdickten Regionen der Zellhaut findet sich überaus häufig in den ein höheres Alter erreichenden Zellen eine weit schärfer ausgeprägte Localisirung des Dickenwachsthums der Haut. Bestimmte ganze Flächen werden weit vorwiegend oder ausschliesslich verdickt. So die Aussenflächen fast aller Epidermiszellen, die Aussen- und Seitenflächen Vieler (z. B. der Blätter von Aloë), die Innenflächen einiger (Blätter von Billbergia zebrina, Bromelia Ananas[2]), Früchte von Cyperaceen[3]). Oder die Verdickung ist innerhalb der einzelnen Flächen der Zelle auf eng umgränzten Stellen sehr verlangsamt oder völlig unterbrochen. Ist die Wandstelle, deren Verdickung unterbleibt, relativ klein, so erscheinen die verdickten Wände durchzogen von engen, einfachen Kanälen (Tüpfelkanäle), oder besetzt mit weiteren rundlichen Vertiefungen (Tüpfeln), welche im einen wie im anderen Falle bis auf die äusserste, dünne Schicht der Zellhaut reichen: getüpfelte Zellen. Wenn in Zellwänden, die ein beträchtliches Dickenwachsthum besitzen, die Richtungen der geringsten oder unterbleibenden Verdickung gruppenweise mit grosser Neigung zur Zellenfläche convergiren, so stellt sich eine solche Gruppe von nicht verdickten Stellen als ein von Innen nach Aussen verästelter Tüpfelkanal dar, wenn die Zellwand ein bestimmtes Maass der Dicke erreicht hat. Die Neigungswinkel der Richtungen, in denen die Verdickung unterbleibt, sind in manchen Fällen veränderlich. Sie können zeitweilig dem Parallelismus mit der Zellhautfläche sich nähern oder ihn erreichen. Schneiden sich dann zwei solche Richtungen, so entstehen Anastomosen der Tüpfelkanäle. Wenn die nicht verdickten Stellen der Zellwand, stark in die Breite gezogen, quer über eine der Flächen der Zellen von einer Kante zur anderen reichen, so erscheinen die verdickten Stellen der Wand als parallele, in den Kanten der Zelle durch Längsleisten verbundene Querleisten: Treppenzellen. Sind die leistenförmigen Wandverdickungen (die sogenannten Fasern zu einem Netze angeordnet, so schliessen dessen Maschen die nicht verdickten Stellen, die Tüpfel der Zellhaut ein: Netzfaserzellen. Die localen Wandverdickungen treten auch auf in Form eines, oder mehrerer paralleler, schraubenlinig aufsteigender, der Wand angesetzter Leisten: Spiralfaserzellen; oder endlich geschlossener paralleler Ringe: Ringfaserzellen; oder einem gegebenen Durchmesser der Zelle paralleler Leisten: Längsfaserzellen.

Auch bei den Tüpfel-, Treppen- und Netzfaserzellen ist die Anordnung der

1) Hofmeister, vergleichende Untersuchungen.
2) v. Mohl in Linnaea, 16, 1842, p. 411; und verm. Schr., p. 265.
3) Fenzl in Abhandl. Wiener Akad., m. n. Cl. 8, Tf. 3, f. 10.

unverdickten Stellen der Zellwand häufig eine schraubenlinige. Dieses Verhältniss pflegt um so deutlicher hervorzutreten, je mehr die Zelle nach einer Richtung vorwiegend verlängert ist. Die Tüpfel sind in solchen Fällen in Richtung der Schraubenlinie in die Breite gezogen, der Art, dass jeder der die Wandverdickung durchsetzenden Kanäle nach der Innenfläche der Zellwand hin zugleich von oben her zusammengedrückt, und seitlich stark erweitert erscheint. Die Tüpfel haben an ihrer Mündungsstelle in die Zellhöhle die Form von Spalten, die nach aussen hin zu konischen Kanälen sich verengern. Es ist ein hier und da nicht seltenes Vorkommen, dass die Mündungen zweier, selbst mehrerer neben einander liegender Tüpfel zu einer einzigen solchen Spalte vereinigt sind, während die engeren Fortsetzungen der Tüpfel getrennt durch den äusseren Theil der Zellwand verlaufen[1]. Die Wendung jener Schraubenlinie ist in der grossen Mehrzahl der spiralfaserig verdickten Zellen einer und derselben Pflanze die nämliche, meist rechtsumläufig. Doch erleidet diese Regel häufige Ausnahmen. Nicht allein ist oft in einzelnen Zellen die Schraubenlinie durchweges derjenigen der übrigen Zellen entgegengesetzt gewunden, sondern sie zeigt auch bisweilen in sehr gestreckten Zellen in verschiedener Höhe entgegengesetzte Wendung; ein Fall, der in den Spiralgefässen von Cucurbita Pepo, Impatiens Balsamina, Tradescantia virginica u. A. nicht allzu selten ist[2]. Die Schraubenlinien dagegen, in welche die spaltenförmigen Tüpfel von prosenchymatischen Zellen geordnet erscheinen, sind in der grossen Mehrzahl der beobachteten Fälle linksumläufig: so in den Holzzellen von Nadel- und Laubbäumen, den Bastzellen baumartiger Monokotyledonen, den gestreckten Rindenzellen von Equisetum limosum[3].

Die Spiralfaserzellen gestatten, vermöge der Anordnung der verdickten Stellen ihrer Zellhaut zu leicht übersichtlich verlaufender Curve mit Leichtigkeit die nähere Betrachtung der räumlichen Verhältnisse der ihrer Innenwand angesetzten Leisten. Ein Querabschnitt der Zelle zeigt entweder ein einziges, oder mehrere einander parallele Schraubenbänder. Der erstere Fall ist der gewöhnliche für enge Spiralfaserzellen und Gefässe; der zweite, insbesondere die Mehr- als Zweizahl der Bänder kommt nur bei den weiteren hieher gehörigen Bildungen vor. Ist nur ein Band vorhanden, so lauft es an den Polen der Zelle (als solche die Punkte betrachtet, in welchen die Achse der Schraubenlinie die Zellwand schneidet) mit verjüngtem, selten verbreiterten Ende aus. So in den Elateren der Früchte von Frullania dilatata, Aneura pinguis, den Blattzellen von Sphagnum cymbifolium, die Spiralfaserzellen der Sporangienwand von Equisetum[4]. — Zwei Schraubenbänder stellen in der Regel, indem sie nahe den Polen der Zelle umbiegen, und die unmittelbare Fortsetzung der Faser den aufsteigenden Windungen gleichumläufig und parallel wieder absteigt, eine zusammenhängende Schlinge, ein Schraubenband ohne Ende dar, so sehr anschaulich in den Spiralfaserzellen des Blattparenchyms von Vanda coerulea, Liparis foliosa, Oncidium divaricatum und vieler anderer Orchideen[5], in den Schleuderzellen der Früchte von Jungermannien[6], in einzelnen Zellen des Holzes von Taxus baccata. Seltener endigen sie mit spatelförmigen Verbreiterungen, so die Elateren (verdickte

1) v. Mohl in Linnaea, 16, 1842, p. 16; und vermischte Schriften, p. 280.
2) v. Mohl in Flora 1839, p. 680; und vermischte Schriften, p. 288.
3) Sanio in Linnaea, 39, 1857, p. 118. Anm.
4) v. Mohl in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. p. 180.
5) Die Abbildungen Meyen's (Pflanzenphysiol. I, Tf. III, f. 20) und Schacht's (Pflanzenzelle Tf. VII, f. 9) sind in Bezug auf den Faserverlauf nicht hinlänglich genau; die Meyen'sche in einzelnen Stücken unrichtig; die Schacht's an der entscheidenden Stelle unvollständig.
6) Gottsche in N. A. A. C. L. 20, p. 1, Tf. 17, D.

Streifen der Specialmutterzellen der Sporen) der Equiseten[1]. Die Vier- und Mehrzahl der schraubenlinigen Leisten hat oft ihren Grund in der, meist nahe an den Polen der Zellen erfolgenden Spaltung (unter Umständen der wiederholten Spaltung) eines auf- und absteigenden ununterbrochenen Bandes. An den Polen der Zelle hängen die verdickten Streifen der Zellhaut zu einer dicken Platte zusammen, deren Durchmesser senkrecht auf die Membranenfläche indess meist geringer ist, als das der schraubenlinigen Leisten, aber grösser, als das der dünnen Streifen zwischen diesen. So in den Zellen der grossen Spiralgefässe der Gefässbündel der Gräser, in den Faserzellen einiger Antherenwandungen[2].

Aber diese Regelmässigkeit findet nicht überall statt. Sowohl in kürzeren Spiralfaserzellen kommt es ab und zu vor, dass eine schraubenlinige Leiste mitten auf einer der Seitenflächen plötzlich endet, eine andere beginnt[3]; — weit öfterer noch, dass eines in zwei oder auch mehr Aeste gespalten erscheint. Findet diese Bildung sich zu vielen Malen in der nämlichen Zelle, und verlaufen solche Aeste der Leisten zu anderen Windungen derselben, mit diesen verschmelzend, so kommen Mittelformen zwischen Spiral- und Netzfaserzellen zum Vorschein, wie sie im Holze von Isoëtes lacustris, in den Samenschalen von Scrophularineen, in Gefässen des Bluthenschafts von Hyacinthus, in den Gefässbündeln der schwarzfaserigen brasilischen Palme Iriartea exorrhiza?) öfters sich finden. — In den der Stammesachse nächsten Spiralgefässen der Gefässbündel ist es ein häufiges Vorkommen, dass das Schraubenband an eine Ringfaser sich anschliesst, deren Einschiebung seinen weiteren Lauf unterbricht. Das Gefäss ist von hier ab entweder durchaus Ringgefäss, oder es hebt weiterhin der Lauf einer neuen, der vorigen gleichwendigen (in seltenen Ausnahmen gegenwendigen) schraubenlinigen Faser an; — sei es von einem der Ringe aus oder frei von einem beliebigen Punkte mitten auf der Seitenwand der Zelle. Derartige Erscheinungen zeigen mehr oder minder häufig ziemlich alle darauf untersuchten Pflanzen; besonders deutlich Cucurbita Pepo, Hyacinthus orientalis, Tradescantia virginica und andere Commelynaceen.

Längsfaserzellen dagegen zeigen überall ein strenges Einhalten der typischen Richtung der unter sich parallelen verdickten Längsstreifen der Wand. Auch hier kommen die drei Fälle der Endigung der verdickten Streifen vor, welche bei Spiralfaserzellen eintreten: die Längsleisten verlaufen nur über die Seitenflächen der Zelle, und endigen plötzlich an den Endflächen: so in der Zellschicht unter der Epidermis der Samenschale von Cucurbita Pepo, in den Wandzellen der Antheridien von Characeen[4], in den Faserzellen sehr vieler Antherenwände[5], in den chlorophyllreichsten Blattzellen der Kiefern[6] und von Cycas revoluta (hier besonders deutlich). Sie setzen sich eine Strecke weit auf die Scheitelfläche der Zellen fort und endigen hier plötzlich in der Faserzelle anderer Antherenwände[7], in vielen der Zellen, deren Wandverdickungen die Peristomzähne der Laubmoose darstellen[8]. Sie erhalten sich zum Theil so, zum Theil verlaufen sie continuirlich über die Scheitelfläche der Zellhaut, um an der gegenüberliegenden Seite wieder herabzusteigen in den Faserzellen der Antherenwand von Digitalis purpurea, Populus alba, Hemerocallis fulva[9]. Sie gehen, sämmtlich parallel, quer über die Scheitelwand hinweg und steigen auf der gegenüberliegenden Wand

1) v. Mohl in Flora 1833, Tf. 1 u. verm. Schr. Tf. 2, f. 6, 7.

2) vgl. Purkinje, de cellulis anther. Breslau 1830, Tf. 3 (Fritillaria), 9 (Antirrhinum).

3) v. Mohl, Flora 1839, p. 684 u. verm. Schr. p. 289.

4) Fritzsche üb. d. Pollen, Tf. 1, 2.

5) Purkinje a. a. O. Tf. 1. (Calla, Arum), Tf. 5. (Asarum, Laurus), 7. (Lantana) u. v. A.

6) Meyen, Pflanzenphysiol. 1, Tf. 6, f. 17; Hartig, Naturgesch. forstl. Culturpfl. Tf. 18, f. 15—17. Diese Leisten sind weder Faltungen, noch zapfenförmige Vorsprünge der Membran, wie Sanio will (Bot. Zeit. 1860, p. 198 Anm.). Den Anschein von Faltungen verdanken sie einer Differenzirung der Masse in zwei Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens. Das Gleiche gilt von den Leisten der Wandzellen der Antheridien von Characeen.

7) z. B. Purkinje a. a. O. Tf. 4 (Didymocarpus, Pentstemon), Tf. 15 (Cerydalis), Tf. 18 (Cetrus). 8) Lantzius-Beninga, in N. A. A. C. L. 22, 2, T. 59—63.

9) Purkinje a. a. O. Tf. 4. 5. 9.

hinab in den gleichen Zellen von Amygdalus nana, Cornus mascula zum Theil auch in denen von Aesculus Hippocastanum[1]). In den männlichen Zellen von Scrophularia sambucifolia, Linum flavescens, Vicia oroboïdes vereinigen sie sich sternförmig im Mittelpunkt der Scheitelfläche[2]). Das Centrum der Strahlen dieses Sterns hat eine verdünnte Stelle bei Cereus speciosus[3]). Die Leisten der Seitenwände gehen in die verdickte Endfläche über, welche von netzähnlich gestellten Tüpfeln durchbrochen ist bei den Epidermiszellen des Samens von Viola odorata[4]); in die gleichmässig verdickten Endflächen bei Pisum sativum[5]).

Für Netzfaser, Treppenfaser und getüpfelte Zellen ist der Zusammenhang der verdickten Stellen der Zellhaut selbstverständlich. Alle diese Verhältnisse sind für die Zerlegung des Dickenwachsthums der Zellhaut in Einzelvorgänge nicht ohne Bedeutung (vergl. § 26).

In weiter Verbreitung tritt die Erscheinung auf, dass verschiedene Stellen der Wand einer und derselben Zelle abweichende Formen der Verdickung zeigen. In sehr vielen Zellen ist die Beschaffenheit der von Lücken unterbrochenen Wandverdickung verschiedener Art da, wo die Zellwand mit den verschiedenartig verdickten Membranen von Nachbarzellen zusammengränzt. Diese Beeinflussung der Wandverdickungsform durch die angränzenden Organe tritt am wenigsten bei geschlossen bleibenden Spiral- und Netzfaserzellen hervor. Die Leisten ihrer Innenwände sind in der Regel gleichmässig über alle Flächen der Zelle verbreitet; als ein endloses Netz in den Netzfaserzellen der Samenschale von Pedicularis und Cucurbita Pepo z. B., als einfache oben und unten endende schraubenlinige Leiste oder als mehrere parallele solcher Leisten in Specialgefässen, als schraubenliniges Doppelband ohne Ende in den grossen Zellen des Blattparenchyms von Liparis foliosa, als viele parallele endlose Schraubenbänder in den Zellen der Wurzelhülle von Orchideen; gleichviel ob von aussen Zellen der verschiedensten Gewebeformen angränzen. Eine interessante Ausnahme sind die Spiralfaserzellen der zweitinneren Zellschicht der Blattoberseite von Pleurothallis ruscifolia, die an ihren Berührungsstellen mit der Mittelzelle einer der Gruben der Oberhaut statt der schraubenlinigen Leisten der übrigen Wand in netzförmigen Leisten verdickt sind[6]). — Auch in den grossen und kleineren Treppenzellen der Gefässbündel von Farrnkräutern (von Pteris aquilina z. B.) ist die Verdickungsweise allseitig gleichartig.

Um so beträchtlicher sind die Verschiedenheiten der Verdickungsform anderer Gefässwände. In den Längsreihen von Netzfaser-, Treppen- und Tüpfelzellen in den Gefässbündeln der Phanerogamen, welche durch spätere Durchbrechung der queren Scheidewände zu continuirlichen Röhren sich umbilden, werden diese Querwände in einer von der der übrigen Wandung weit abweichenden Form verdickt. Sie erhalten entweder einen einzigen, den grösseren Theil der Fläche einnehmenden kreisrunden, oder eine Anzahl in einer (selten mehreren) Reihe liegender, meist breitgezogener umfangreicher Tüpfel. Beispiele für den ersten Fall sind Quercus Robur, Cassytha filiformis, Cucurbita Pepo, Paulownia imperialis. Für den zweiten Vitis vinifera, Betula alba, Fagus sylvatica, die schwarzfaserigen, von Drechslern häufig verarbeiteten brasilischen Palmenstämme (von Iriartea exorrhiza?). Die dünn gebliebene Membran innerhalb des Tüpfels verschwindet früher; der Tüpfel bildet sich zu einem Loche

---

1) a. a. O. Tf. 1, 15, 16. 2) a. a. O. Tf. 3, 7, 12. 3) a. a. O. Tf. 13.
4) a. a. O. Tf. 15. 5) Pringsheim in Linnaea 21, 1848, Tf. 5.
6) Schleiden in Wiegmann's Archiv 1838, Tf. III^{c}, und Beitr. z. Bot. Tf. I, fg. 9. 10.

um. — Die Tüpfel der Seitenwandungen der Gefässe sind an Grösse und Form weit verschieden, da wo sie an Markstrahlen-, und da wo sie an Holz- oder andere Gefässzellen gränzen. Bei Acacia lophantha, Sophora japonica findet ein solcher Unterschied nur zwischen den Berührungsstellen der Gefässwände mit Markstrahlenzellen einerseits, mit Holz- und Gefässzellen andrerseits statt[1]. Häufiger aber hat die Gefässwand dreierlei verschiedene Formen von Tüpfeln; so im Holze von Betula, Alnus, Populus, Quercus[2].

Die Beeinflussung der Art des Dickenwachsthums einer Zellhaut von angränzenden Zellen aus zeigt sich ferner in der allgemeinen Erscheinung, dass die Tüpfel zweier mit einander verwachsenen Zellmembranen genau auf einander treffen. Die nicht verdickten Stellen der Wände zweier an einander stossender Zellen decken sich; nehmen correspondirende Räume der verwachsenen Seitenflächen beider Zellhäute ein. Es folgt hieraus, dass die Tüpfelkanäle dickwandiger Nachbarzellen, deren Einmündungen in den Zellraum tangentalschiefe Spalten darstellen, in der Richtung dieser Spalten einander entgegengesetzt sind; dass die Spalten, von der Fläche gesehen, sich kreuzen. So bei den behöften Tüpfeln vieler dickwandiger Holzzellen, besonders deutlich an denen von Taxus baccata, Salisburia adiantifolia[3], Cinchona Calisaya; bei den spaltenförmigen, hoflosen Tüpfeln der Bastzellen vieler Monokotyledonen: sehr ausgeprägt z. B. bei denen der Gefässbündel des Blüthenschaftes der Eucomis regia. Es ist ein weiterer Ausdruck des nämlichen Verhältnisses die Erscheinung, dass Tüpfel nie auf solchen Stellen der Zellhaut vorkommen, an welche von aussen die Zellmembranen anstossen, durch die zwei Nachbarzellen getrennt werden. In Zellen mit sehr breitgezogenen Tüpfeln (Treppenzellen oder Treppengefässen) erstreckt sich ein Tüpfel nur so weit in die Breite, als die Wandfläche, auf welcher er sich befindet, an die Zellenhöhle einer Nachbarzelle gränzt. Die Stellen der Innenfläche der Zellhaut, welche den Berührungskanten der Aussenfläche mit den Wänden zweier Nachbarzellen entsprechen, verdicken sich in dem nämlichen Maasse, wie die Stellen zwischen den Tüpfeln: sehr deutlich bei den Treppenzellen der Gefässbündel der Farrnkräuter. Im Wesentlichen gleichartig ist die Vertheilung der behöften Tüpfel in den weiteren Gefässen von Monokotyledonen und Dikotyledonen. Breite tüpfellose Streifen zeigen auf deren Wandfläche das Netz der angränzenden Zellen. — Eine ursächliche Bedingung der Tüpfelbildung kann in diesen wechselseitigen Beziehungen darum nicht gesucht werden, weil Tüpfel auch auf den freien Aussenflächen von Oberhautzellen in der Luft vegetirender Pflanzentheile vorkommen: so in denen der Blätter der Gräser, der Cycas revoluta[4], der Kiefern[5], in den Haaren der jungen Zweige der Pinus balsamea.

In manchen Fällen ist die Verdickungsform der nämlichen Wandstelle in verschiedener Dicke der Zellhaut von zweierlei Art. Die Wände vieler der chlorophyllleeren Zellen der Blätter und der Stängelrinde von Sphagnum[6], der Holzzellen von Taxus baccata und anderen Taxineen[7], Viburnum Lantana, Evo-

1) v. Mohl in Linnaea, 16, 1842; u. verm. Schriften, p. 282.
2) Derselbe, ebend., 16, u. p. 277. 3) Derselbe in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 16, 32.
4) Derselbe in Linnaea 16, 1842, Tf. 15, f. 1, Tf. 16, f. 29 u. verm. Schr. Tf. 9, f. 1, Tf. 10, f. 29.
5) Meyen, Pflanzenphysiol. 1, Tf. 6, f. 17; Hartig, Naturg. forstl. Culturpfl. Tf. 30. f. 3.
6) v. Mohl, verm. Schr., p. 294. 7) Derselbe in Bot. Zeit. 1844, p. 324.

nymus atropurpureus und anderen Arten dieser Gattung, Sambucus nigra[1], Ilex aquifolium, Philadelphus coronarius[2], Cytisus Laburnum, die Gefässzellen der kleinen Gefässe des Holzes von Clematis Vitalba, Morus alba, die der grösseren solcher Gefässe von Daphne Mezereum, Passerina filiformis, Bupleurum arborescens, Genista canariensis; aller Gefässe des Holzes von Tilia parvifolia, Aesculus Hippocastanum, Acer Pseudo-Platanus, Cornus alba, Ilex aquifolium, Crataegus oxyacantha, Prunus Padus[3], Helleborus foetidus[4], Vitis vinifera u. A. besitzen eine von Tüpfeln durchsetzte verdickte Zellhaut; — von wenigen grossen, die später zu weiten Löchern werden bei Sphagnum, von zahlreichen kleinen bei den übrigen genannten Zellformen. Auf der Innenseite der getüpfelten Wandfläche springen schraubenlinige oder Ringleisten in die Zellenhöhle vor. Diese Leisten erscheinen bei Taxus baccata und Viburnum Lantana als Verdickungen einer zusammenhängenden innersten Lamelle der Zellhaut, welche die getüpfelte Schicht auskleidet und in deren Tüpfelkanäle sich senkt. Dieses Verhältniss tritt besonders deutlich bei Behandlung zarter Längsschnitte mit Schwefelsäure hervor, welche die getüpfelte Schicht schneller auflockert als die innerste. Die Unabhängigkeit dieser von jener giebt auch darin sich zu erkennen, dass die Wandung der in den Zellraum vorspringenden schraubenlinigen Leiste sehr häufig derjenigen Curve entgegengesetzt ist, in welche die Tüpfel geordnet, und der entsprechend sie breit gezogen sind. So bei Taxus, Viburnum, Evonymus: die schraubenlinige Leiste ist meistens (nicht immer) rechts-, die Anordnung der Tüpfel linksumläufig. — Die Beobachtung zeigt unzweifelhaft, dass bei Taxus baccata das Auftreten der Tüpfel dem der schraubenlinigen Leisten vorausgeht[5]. Die Tüpfel sind in der jugendlichen Holzzelle zu einer Zeit vorhanden, zu welcher noch keine Spur der schraubenlinigen Leisten sichtbar ist. — Aber auch da, wo die Form der Unterbrechung der Wandverdickung einer centripetal wachsenden Zellhaut wesentlich die nämliche bleibt, ändern bei längerer Dauer solchen Wachsthums die Stellen grösster Intensität desselben ihre Anordnung. Ein sehr einfacher solcher Fall ist der, dass auf einer bestimmt umgränzten Stelle der Zellwand das centripetale Dickenwachsthum der Zelle nachlässt, und dass sodann innerhalb der Fläche des dadurch entstehenden flachen Tüpfels an verschiedenen Orten ein Stillstand der Wandverdickung eintritt, während dieselbe zwischen diesen Orten noch fortdauert. Dies die Entstehung der Gittertüpfel auf den Wänden der Gitterzellen: flachen Vertiefungen der Innenfläche der Zellhaut, innerhalb deren eine Anzahl engerer Vertiefungen sich befindet[6]. Die Gittertüpfel sind meist rundlich (stumpfeckig bei Bignonien); ihre Vertiefungen polygonal bei Cucurbita, rundlich bei Coniferen, Crassula, Datura. Die Vertiefungen der Gittertüpfel der Endflächen der Gitterzellen von Cucurbita, Ricinus, Datura verwan-

1) v. Mohl a. a. O. p. 338. 2) Sanio in Linnaea 29, 1857, p. 119, Anm.

3) v. Mohl in Linnaea 16, 1842, p. 12 u. verm. Schr., p. 278.

4) Schleiden, Grundzüge, 2. Aufl. I, p. 230.

5) Vergl. v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 325. — Schleiden's entgegengesetzte, irrthümliche Angabe (Flora 1839, p. 21; Beitr. z. Bot. 91), scheint auf der Untersuchung von Holzzellen des innern Theils des ersten Jahresrings junger, noch krautartiger Sprossen zu beruhen. In diesen kommen Tüpfel gar nicht oder nur sehr sparsam vor.

6) Siebporen in Siebröhren, Hartig, Naturg. forstl. Culturpfl., p. 18 und Erkl. der Tf. 50; Gitterzellen v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 877.

deln sich im Laufe der Entwickelung in offene Löcher[1]. Weiter gehört hieher das schon oben (S. 168) berührte Verhalten solcher Tüpfelkanäle, deren peripherischer Theil cylindrisch oder konisch, deren Einmündung in den Zellraum aber spaltenförmig gestaltet ist. Die Orte mindest intensiven centripetalen Dickenwachsthums der Zellhaut werden während des Fortschreitens der Wandverdickung der Art verschoben, dass die Verlangsamung dieser Verdickung von der Innenöffnung des Tüpfelkanals aus in zwei einander entgegengesetzten tangentalschiefen Richtungen immer weiter greift, während in zu diesen senkrechten Richtungen die innersten Schichten der Membran auch parallel der Fläche an Ausdehnung gewinnen, und so den kürzeren Durchmesser der spaltenförmigen Innenöffnung des Tüpfelkanals verkleinern. Der Vorgang vollzieht sich vielfach sehr rasch, so dass die Tüpfel selbst wenig dicker Zellhäute in ausgezeichnetster Weise die Kreisform des Tüpfelendes, die Spaltenform der Innenmündung des Tüpfels zeigen. So z. B. die Tüpfel der ziemlich dünnwandigen Bastzellen des Blüthenschaftes der Eucomis regia. Bei Cassytha filiformis scheint in gewissen Zellen nach Verdickung der Wand mit spaltenförmigen, linksumläufig geordneten Tüpfeln eine weitere centripetale Verdickung mit rechtswendig ansteigenden, mit den vorigen sich kreuzenden Tüpfelspalten zu folgen. Betrachtet man einen solchen Tüpfel an durch Maceration vereinzelten Zellen von oben, so bemerkt man rundliche Tüpfel, welche von zwei sich kreuzenden, rechts- und linkswendig aufsteigenden Spalten gebildet werden, von denen die rechtswendige in den Zellraum mündet[2]. — Weit auffälliger noch ist die Verschiebung der Stellen grösster und geringster Intensität des centripetalen Dickenwachsthums von Zellhäuten bei der Bildung solcher Tüpfel, die mit einfacher Oeffnung in den Innenraum der Zelle einmünden, innerhalb der Wand aber sich verzweigen, um erst dicht an der äussersten Lamelle derselben zu enden. Sie sind nicht selten in Parenchymzellen mit stark verdickten Wandungen. So in den Zellen der braunen harten Gewebsmassen im Stamme von Alsophila speciosa[3], in denen des Endosperms von Phytelephas macrocarpa[4], den dickwandigen Zellen des Markes der Stengel von Hoya carnosa[5], in den steinigen Concretionen der Quitten und Winterbirnen[6], in den Gruppen dickwandiger Zellen der Rinde vieler dikotyledoner Bäume, z. B. Fraxinus excelsior, in der Spindel des Fruchtstandes von Magnolia grandiflora[7], in der Steinschale der Früchte von Amygdaleen u. s. w.

Die Anlegung solcher verzweigter Tüpfelkanäle wird dadurch vermittelt, dass eine Gruppe von Stellen der Wand, deren Verdickung unterbleibt, mit den Richtungen der geringsten Intensitäten des Dickenwachsthums nach einem, zwischen dem Mittelpunkt der Zelle und der Innenfläche der sich verdickenden Wand gelegenen Punkte hin convergiren, wobei diese Richtungen mehr und mehr derjenigen eines Radius der Zelle sich nähern, je mehrere von ihnen sich schnitten, je mehrere der aus ihrem Vorhandensein resultirenden Tüpfelkanäle zusammentraten. Ein vielverästelter Tüpfelkanal wird als eine Gruppe so vieler einzelner Tüpfel angelegt als der letzte, bis zur äussersten Lamelle der Zellhaut reichende Endigungen besitzt. Allmälig, während des vorschreitenden Dickenwachsthums der Haut, treten gegen einander

1) Nägeli, Sitzungsb. Münchener Akad. 1861, 9. Fbr.; Hanstein, die Milchsaftgefässe, Berlin 1864, p. 23. 2) Sanio in Linnaea 29, (1857), p. 129, Anm.
3) Meyen, Pflanzenphysiologie I, Tf. I, f. 7.
4) Payen in Mém. p. div. Savants 8, Tf. 1, f. 4. 5) Mohl in Bot. Zeit. 1844.
6) Meyen a. a. O. f. 11. 7) Schleiden, Grundzüge, 2. Aufl. Bd. 1. p. 1. Tf. 1, f. 21, 22.

convergirende Tüpfelkanäle zusammen: meist paarweise. Sehr leicht lassen sich die verschiedenen Stufen dieses Entwickelungsganges in Internodien verschiedenen Alters der Hoya carnosa beobachten, wenn man mit der Untersuchung sehr junger solcher Internodien beginnt. Es ist klar, dass in jeder der Aussenfläche parallel gedachten Schicht der Zellmembran die Orte des unterbleibenden Dickenwachsthums andere Stellen einnehmen müssen, dass die Richtungen dieser Ortsveränderungen gegen die Zellwand geneigt sind und dass die Neigung während des Vorschreitens des Dickenwachsthums der Zellwand steigt, endlich dass das Wachsthum der Zellwand nur an oder innerhalb ihrer innersten, sehr dünnen, Lamelle stattfinden kann. Je weiter der Process vorschreitet, auf einen je kleineren Theil der Fläche der Zellhaut beschränkt sich das Unterbleiben des Dickenwachsthums.

Eine ähnliche Einschränkung der Nichtverdickung der Zellwand auf engere Räume kann in Tüpfeln einer centripetal in die Dicke wachsenden Zellhaut dadurch stattfinden, dass während der Tüpfelbildung in der sich verdickenden Wand deren Flächenausdehnung sich vergrössert, dass innere Lamellen der Zellhaut auch in Richtung der Fläche wachsen, den Querschnitt des Tüpfelkanals dadurch verkleinernd, und dass nach dieser Verengerung des Tüpfels das centripetale Dickenwachsthum der Haut zunächst gleichmässig fortdauert. So entstehen Tüpfel mit erweiterten Enden, und engeren Einmündungen in den Zellraum. Derartige Tüpfel finden sich, in je zwei Nachbarzellen nach demselben Punkte der Berührungsfläche der beiden Zellenhäute gerichtet und durch die äusserste Lamelle der Zellhaut getrennt, bei den Endospermzellen von Phytelephas macrocarpa [1], und von Phoenix dactylifera [2]. In weitester Verbreitung kommt der gleiche Vorgang vor bei der Bildung der behöften Tüpfel der gefässähnlichen Holzzellen, der Gefässe und gewisser Parenchymzellen. Ausgebildete solche Tüpfel führen als enge Kanäle aus dem Zellraume in einen linsenförmigen Hohlraum, der das Aussehen hat, als sei er durch das Auseinandertreten der Wände zweier aneinandergränzender Zellen entstanden. Sie werden angelegt, indem kreisrunde oder ovale, selten sehr breitgezogene Stellen der Zellhaut, von relativ beträchtlichem Durchmesser, hinter dem centripetalen Dickenwachsthum der übrigen Wandfläche zurückbleiben. So entstehen zunächst flache, grosse Tüpfel. Bei weiterer Verdickung der Zellhaut wächst die innere, an Dicke zunehmende Schicht derselben auch in Richtung der Fläche, so dass sie mit vorstehendem Rande über die Vertiefung der Tüpfel übergreift. Der vorstehende Rand nimmt rasch an Breite zu. Die Richtung seines Wachsthums ist dabei nicht der Zellhautfläche genau parallel, sondern von ihr divergirend. Der vorspringende Saum gestaltet sich zu einer Wölbung von Form des Abschnitts eines Kugelmantels, die über der dünn bleibenden Stelle der Zellmembran sich erhebt, und an ihrer Scheitelstelle von einer immer enger werdenden Oeffnung durchbrochen ist [3]. Holzzellen und Gefässzellen, deren Wände nach so weit gediehener Ausbildung des behöften Tüpfels noch erheblich in die Dicke wachsen, verdicken auch die gewölbte Decke des Tüpfelhofes in der Richtung senkrecht auf deren dem Innenraume der Zelle zuge-

1) Payen, Mém. ac. sc. Paris, sav. étr. T. 9, Tf. 1, f. 3, 4, 12.
2) Schacht, Pflanzenzelle, Tf. 9, f. 18.
3) Derselbe, de maculis etc. Bonn 1860, 7; Dippel in Bot. Zeit. 1860, p. 330. — Die Ansicht, es sei jener über den ursprünglichen Tüpfelraum gewölbt vorspringende Saum eine Falte der inneren Schicht der Zellhaut, entbehrt des thatsächlichen Grundes. Die leichte Quellung seiner Mittelschicht in Macerationsflüssigkeiten ist keiner (vgl. § 27, 29).

wandten Fläche. Dabei pflegt die oben (S. 168) erwähnte neue Verschiebung und Ortsänderung der Stellen intensivsten Dickenwachsthumes der Zellmembran zu erfolgen. Der Tüpfelkanal, welcher mit kreisrunder oder doch minder breit gezogener Form in den Tüpfelhof einmündet, wird von oben und unten her zusammengedrückter, je weiter er gegen den Mittelpunkt der Zelle sich verlängert, und dabei in einer schrägen (in Bezug auf die Zellenachse meist linkswendig aufsteigenden) Richtung spaltenförmig in die Breite gezogen [1]. Wo Zellen mit behöften Tüpfeln an einander gränzen, da bilden die weiteren peripherischen Endigungen der beiden Tüpfelkanäle zusammengenommen einen biconvex linsenförmigen Raum, in dessen Aequatorialebene eine Scheidewand verlauft: die nicht verdickten Stellen der verwachsenen äussersten Lamellen der Membranen beider Zellen. Diese Scheidewand verschwindet weiterhin, so dass die Höhlungen der benachbarten Zellen vermittelst der behöften Tüpfel unmittelbar communiciren. Die Resorption der Scheidewand erfolgt oft erst spät, nach Monaten, und es geht ihr häufig eine Zunahme der Flächenausdehnung der Scheidewand voraus, vermöge dessen sie sich wölbt und der einen Innenfläche des Tüpfelhofes sich anschmiegt, die Mündung des Tüpfelkanals in denselben verschliessend. Behöfte Tüpfel von Holz- und Gefässzellen, welche in solchen Flächen der Zellhaut sich bilden, die gegen Zellen mit nicht behöften Tüpfeln gekehrt sind, z. B. gegen Markstrahlenzellen, bleiben dauernd geschlossen. Die dünne Stelle der Zellhaut, welche das erweiterte Ende des Tüpfelkanals von dem Raume der Nachbarzelle scheidet, wird nicht verflüssigt [2].

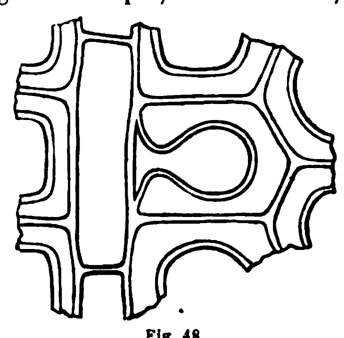
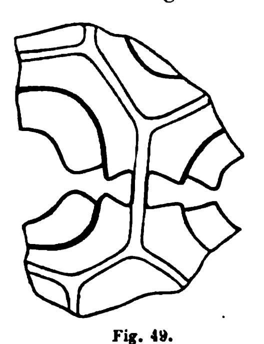

Fig. 48.

Fig. 48. Transversaler Durchschnitt einer an eine Markstrahlenzelle angränzenden Holzzelle aus der Wurzel von Pinus silvestris mit behöftem Tüpfel. Zur Linken der Raum der Markstrahlenzelle. Die Membranlamelle, welche ihr und der Holzzelle gemeinsam ist, verschliesst den Hof des Tüpfels.

1) Die obenstehende, mit den neueren Angaben Schachts übereinstimmende Darstellung des Entwickelungsganges behöfter Tüpfel beruht auf Beobachtungen, die ich an Holzzellen der Wurzel von Pinus silvestris und Strobus, sowie an Gefässen des Ricinus communis und der Robinia Pseudacacia machte, welche aus den jüngsten Tochterzellen des holzbildenden Cambium sich entwickelten. Namentlich die Flächenansicht der Wände der Gefässe der letztgenannten beiden liess mir keinen Zweifel über die allmälige Erhebung des gewölbten Ringsaumes über die unverdeckt bleibende rundliche Stelle der Zellmembran, welche zunächst noch nicht durchbrochen und aufgelöst wird. Ich hebe dies mit besonderer Bezugnahme auf die von Sanio (Bot. Zeit. 1860, p. 197) gegen Schachts Darstellung gemachten Einwürfe hervor. — An Durchschnitten des jungen Holzes von Coniferen geben die an Markstrahlenzellen gränzenden Tüpfel von Holzzellen die klarsten und überzeugendsten Bilder.

2) Die Ermittelung nicht nur der Entwickelung, auch des Baues der behöften Tüpfel gehört zu den schwierigsten Aufgaben histologischer Untersuchung. Das im Text erwähnte Angeschmiegtsein der Scheidewand des Tüpfelhofes an eine der Wände desselben ist eines der am öftersten an zarten Durchschnitten klar erkenntlichen mikroskopischen Bilder. Die Ansicht v. Mohl's, dass der linsenförmige Hof gegen den Tüpfel beiderseits durch eine Membran abgeschlossen sei (Abh. Münch. Ak. 1, 1831, p. 445; Linnaea 6, 1831, p. 593 u. verm. Schr.,

Im Wesentlichen mit der Entwickelung der behöften Tüpfel übereinstimmend ist diejenige der grossen Tüpfel der Endflächen der Gefässzellen, welche weiterhin, frühe schon, zu offenen Löchern werden. Die Uebereinstimmung ist fast vollständig bei Ephedra, wo diese Tüpfel auf den schrägen Endflächen der Gefässzellen in grösserer Zahl vorkommen, und von den kleinen behöften Tüpfeln der Seitenflächen sich nur durch beträchtlicheren Umfang und weite Oeffnung der Tüpfelkanäle unterscheiden[1]. Bei den weiten Tüpfeln der Endflächen der Gefässe dikotyledoner Holzgewächse springt der Rand des Tüpfels nur sehr wenig über die zeitig verschwindende unverdickt bleibende Stelle der Zellhaut vor: sowohl bei den Gefässendflächen mit einer Längsreihe breitgezogener Tüpfel, wie Vitis, Corylus, Betula, Platanus, als auch bei denen mit einzigem kreisrunden Tüpfel, wie Quercus, Fraxinus, Paulownia. Immerhin aber ist die Aehnlichkeit der Gestaltung mit derjenigen der behöften Tüpfel der Seitenwände mindestens angedeutet, und auch nach Durchbrechung der die beiderseitigen Tüpfel trennenden Membran noch kenntlich in dem Vorhandensein einer um die Innenfläche der Oeffnung verlaufenden Ringfurche[2].


Fig. 49.

In manchen Pollenkörnern kommt eine centripetale Verdickung der Membran vor, welche der Bildung behöfter Tüpfel insofern gleichartig beschaffen ist, als im Umkreise bestimmter im Dickenwachsthum zurückbleibenden Stellen der Zellwand (es sind die für den Austritt der Pollenschläuche bestimmten Stellen) eine Zunahme der Masse derselben in zur Fläche geneigter Richtung erfolgt, wodurch eine über jene Stelle übergreifende ringförmige Verdickung der Membran hervorgeht. So im Pollen der Oenothereen[3] und der Geraneen[4].

Eine plötzliche und oft beträchtliche Verengerung erleiden die jeweiligen Einmündungen der Tüpfelkanäle in den Zellraum dickwandiger Parenchym- und

Fig. 49. Querschnitt der getüpfelten Stelle der Wände zweier an einander gränzender Bastzellen. Aus einem jungen lebendigen Stamme der Caryota urens. Die Kanäle sind in den dichteren Schichten der Wand verengt, in den minder dichten erweitert.

p. 268, Linnaea 16, 1842, p. 1 u. verm. Schr., p. 272) dürfte auf die Uebertragung des an einer Seite des Tüpfelhofes klar erkannten Verhältnisses auch auf die andere Seite beruhen. Die Mohl'sche Auffassung war fast zwei Jahrzehende lang von den Phytotomen allgemein angenommen, mit einziger Ausnahme Hartig's, welcher fortgesetzt und mit grösster Bestimmtheit hervorhob, dass er nur den einen beider Eingänge in den Tüpfelhof geschlossen finde (Hartig, Beitr. z. Entwickelungsgesch. Berlin 1843, p. 17; Bot. Zeit. 1862, p. 294). Doch hat Hartig selbst schon frühe das Offensein beider Eingänge des Tüpfelraumes in altem Holze abgebildet (Naturgesch. forstl. Culturpfl. Berlin, Tf. 18, f. 13, 14 — das betreffende Heft erschien um 1843). — Den Nachweis des Offenseins alter behöfter Tüpfel führte bereits 1852 Rossmässler durch Röstung von dünnen Längsschnitten zwischen Glasplatten. Dabei bräunen sich die Zellwände, verkohlend, selbst in den dünnsten Lamellen, die Poren aber erscheinen dann durch ihre Farblosigkeit deutlich als Löcher (Rossmässler, Mikroskop. Blicke etc. Leipzig 1852.

1) v. Mohl, Linnaea 16, 1831, p. 593 u. verm. Schr. p. 268; am letzten Orte ausgeführte Zeichnungen auch des Durchschnitts senkrecht auf die Fläche.

2) Schacht a. a. O. p. 9; Dippel in Bot. Zeit. 1860, Tf. 9.

3) Nägeli, Entwickelungsgesch. d. Pollens, Tf. 2, f. 4.

4) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 15, f. 5.

Bastzellen einiger Pflanzen durch gesteigertes Flächenwachsthum der innersten Schicht der Zellwand dann, wenn diese Schicht einen relativ hohen Grad der Dichtigkeit der Substanz gewinnt. Diese Verengerung kann sich, nach vorausgegangener Erweiterung der Einmündung des Tüpfelkanals in die Zellhöhlung, während ferneren Dickenwachsthums mehrere Male wiederholen: so oft als ein Wechsel an Dichtigkeit sehr verschiedener Schichten der Zellhaut eintritt. In minder dichten Schichten wird der Querschnitt des Tüpfelkanals grösser, in dichteren kleiner. Ein Tüpfelkanal, welcher eine dicke mehrfach geschichtete Zellwand durchzieht, ist in jeder festeren Lamelle derselben etwas eingeschnürt, in jeder weicheren etwas erweitert. So in den Bastzellen der Chinarinden[1], der primären Rinde von Acer Pseudoplatanus, des Stammes der Caryota urens (Fig. 51), den harten Zellen der Fruchtschale von Celtis australis, den steinigen Concretionen der Winterbirnen.

Dasselbe Verhältniss erscheint in den Bastzellen der peripherisch gelegenen Theile der Gefässbündel alter Stämme der Caryota urens erheblich gesteigert. Im Längsdurchschnitt der Membranen von Bastzellen dieser Palme, welche lebenden jungen Stämmen entnommen sind, stellt sich die Einmündung des Tüpfelkanals in den Zellraum als eine trichterartige Erweiterung von Form einer schiefen Spalte dar (Fig. 50). Bastzellen aus alten (todten) Stämmen zeigen (abgesehen von Corrosionen der Wand, welche durch die Vegetationsthätigkeit von Pilzen verursacht sind, vergl. § 28c, tiefe Einschnürungen der trichterförmigen Tüpfelkanäle regelmässig da, wo dieselben eine dichtere Lamelle der geschichteten Zellhaut durchsetzen (Fig. 51)[2].

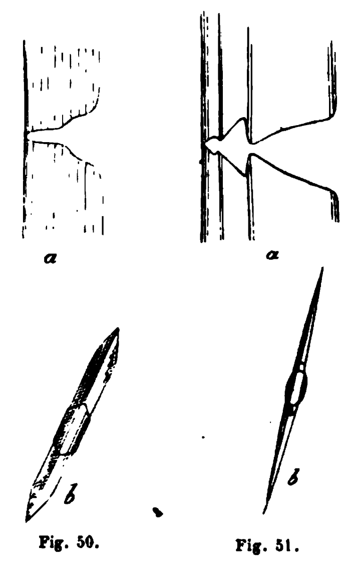


Fig. 50. Fig. 51.

Wenn nach Anlegung von Tüpfeln in einer sich verdickenden Zellhaut die Richtungen grösster und geringster Intensität des ursprünglich auf der Zellfläche senkrechten Wachsthums der Art sich ändern, dass sie zeit—

Fig. 50. *a.* Optischer Längsdurchnitt einer getüpfelten Stelle der Wand einer durch den Schnitt freigelegten Bastzelle aus einer lebenden jüngeren Pflanze von Caryota urens. Der Tüpfel erweitert sich nach dem Zellraum hin trichterförmig. *b.* Flächenansicht eines solchen Tüpfels. Die Erweiterung nach dem Zellraume hin stellt sich als ein langgezogener Spalt dar, dessen Breite hinter derjenigen des peripherischen Endes des Tüpfelkanals zurückbleibt.

Fig. 51. Optischer Längsdurchschnitt einer getüpfelten Stelle der Wand einer Bastzelle aus dem peripherischen Theile eines alten, todten Stammes von Caryota urens. Der Tüpfelkanal zeigt drei trichterförmige Erweiterungen und plötzliche Einschnürungen. *b.* Flächenansicht eines solchen Tüpfels.

1) Nägeli in Sitzungsber. Münch. Akad. 1864, 9. Juli, Tf. 5, f. 56.

2) Schacht, der erste Beobachter dieses Verhältnisses (Bot. Zeit. 1850, 697), will selbst diese stellenweise Erweiterung des Tüpfels als eine durch Pilzvegetation veranlasste Zerstörung der Wandsubstanz deuten (Schacht in Pringsh. Jahrb. 3, 443). Dies scheint mir zuweit gegangen. Zwar zeigte das von mir untersuchte junge lebende Exemplar von Caryota urens nur einfache Erweiterungen der Tüpfelkanäle nach Innen, nicht wiederholt an einander gereihte

weilig dem Parallelismus sich nähern, und wenn sie dabei eine zu mehreren, über die Zellfläche vertheilten Punkten strahlende Anordnung einhalten, so entstehen Tüpfelkanäle mit seitlichen, der Zellhautfläche parallelen oder wenig gegen sie geneigten Auszweigungen. Schneiden sich dabei zwei der Richtungen unterbleibenden Dickenwachsthums, so bilden sich Anastomosen der Tüpfelkanalzweige innerhalb der Zellwand. Derartige Fälle sind selten, doch bestehen deren zwei unzweifelhafte. Die harte Testa der Samen von Bertholletia excelsa (der sogenannten Paranüsse) zeigt zunächst unter der relativ dünnwandigen Epidermis eine Schicht aus zur Epidermis senkrecht gestreckten, prismatischen Zellen, deren Wände sehr stark, bis auf enge, anastomosirende Kanäle verdickt sind[1]). Manche Zellen zeigen im Querschnitt eine gelappte axile Höhlung (Fig. 52 *D*, unten links), die meisten getrennte Hohlräume. Dieser Bau lässt auf eine Modification der an der nämlichen Stelle der Testa anderer Samen so häufig vorkommenden Längsfaserbildung schliessen: die verdickten Längsstreifen der Zellwand sind nicht der Achse derselben parallel, sondern vielfach gebogen, verschlungen und örtlich unterbrochen, und die Verdickung derselben ist so beträchtlich, dass sie meist bis zur Zellenmitte oder über dieselbe hinaus reichen, und mit anderen Wandverdickungen verwachsen. Die Anastomosen der Kanäle bestehen in radialer wie in tangentaler Richtung.

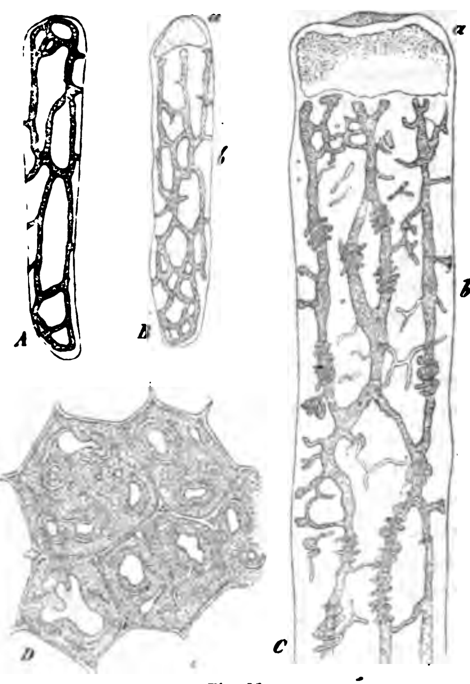


Fig. 52.

Ausser den weiten Kanälen bestehen deren auch enge, von jenen ausgehende und in der mannichfachsten Weise verästelt und anastomosirend in der harten Masse der Zellhaut verlaufende. Häufig umkreiset ein solcher Kanal einen weite-

Fig. 52. Zellen der Samenschale von Bertholletia excelsa. *A.* und *B.* durch Maceration in chlorsaurem Kali und Salpetersäure isolirte solche Zellen, bei 75facher Vergrösserung von aussen gesehen. In Fig. 51 *B.* sitzt der dickwandigen Zelle *b.* die Epidermiszelle *a.* auf: in Fig. 51 *A.* ist die Epidermiszelle entfernt. In beiden sind nun die weiteren Tüpfelkanäle gezeichnet. — *C.* oberer Theil eines zarten Längsdurchschnitts einer solchen Zelle nebst aufsitzender Epidermiszelle *a.* 220fach vergr. Auch die feinsten, grossentheils schraubenlinig um die weiteren Tüpfelkanäle verlaufenden engsten Tüpfelkanäle sind in die Zeichnung eingetragen. — *D.* Querdurchschnitt einiger solcher Zellen, 200fach vergr. — Nach Zeichnungen Millardet's.

trichterähnliche Erweiterungen desselben. Immerhin ist aber durch die an der lebenden Pflanze beobachtete Structur das erste Glied der Reihe gegeben.

1) Millardet, Ann. sc. nat. 4. Sér. 34. Die beigegebenen Zeichnungen sind von Herrn Millardet's Hand.

ren eine Strecke weit in wenig steil ansteigender Schraubenlinie (Fig. 52 *C*), so dass auf sehr zarten Querdurchschnitten dieser von jenem als von einem geschlossenen Ringe umfasst erscheint (Fig. 52 *D*). — Dies Zellgewebe der Samenschale der Paranüsse ist häufig von die Zellhäute durchbrechenden Pilzfäden durchzogen, die dann in jene weiteren, aber nicht in die engeren Kanäle eindringen. Der eigenthümliche Bau der prismatischen Zellen besteht aber auch in solchen Samen, die von Pilzfäden völlig frei sind. Dass die Vegetation der Pilzfäden nicht die Ursache des Vorhandenseins der anastomosirenden Kanäle sein kann, geh aufs Klarste aus dem Umstande hervor, dass die Schichten der lamellösen verdickten Haut um die Achsen dieser Kanäle concentrisch geordnet sind. Dies lässt sich mit Instrumenten ersten Ranges direct beobachten, und auch unter minder günstigen Beobachtungsbedingungen durch Anwendung polarisirten Lichtes klar machen. Die Umgebung jedes grösseren Kanals einer querdurchschnittenen Zelle zeigt das sogenannte Polarisationskreuz; die Schnittfläche je einer Zelle ist unter so viele Polarisationskreuze vertheilt, als grössere Kanäle quer durchschnitten sind[1]. — Einen weit regelmässigeren Verlauf, und mindestens ebenso zahlreiche Anastomosen zeigen die verzweigten, sehr engen Tüpfelkanäle der Zellen; welche die harte, innere Schicht der Samenschale vieler Magnolien (M. grandiflora L., obovata Thunb., Yulan) zusammensetzen. Die Wand dieser Zellen ist so stark verdickt, dass die Zellhöhlen zu einem sehr kleinen kugeligen Raume eingeengt ist. Von diesem aus strahlend durchziehen sehr zahlreiche Tüpfelkanäle die dicke Wand, jeder vielfach seitlich wiederholt verzweigt; — die Auszweigungen begegnen sich in allen Schichten der Wand und allen Richtungen, und stehen dann in offener Verbindung. Die Tüpfelkanäle bilden ein endloses, in der ganzen Wand verbreitetes Netz[2].

In einer Reihe von Fällen ist das centripetale Dickenwachsthum der Zellhaut auf eng umgränzte Stellen der Innenfläche derselben eingeschränkt, während es auf der übrigen Fläche der Zelle unterbleibt oder doch an Intensität weit hinter dem am bevorzugten Orte stattfindenden zurücksteht. Solche örtliche centripetale Verdickungen der Zellhaut sehr einfacher Form, halbkugelig nach Innen vorspringend, werden in sehr vielen Pollenkörnern an den Stellen gebildet, welche für den Austritt der Pollenschläuche bestimmt sind. Die Substanz jener Verdickungen (Fritzsche's Zwischenkörper) wird weiterhin zum Flächenwachsthum der Membran der Pollenschläuche verbraucht. So z. B. bei den Malvaceen[3], Cucurbitaceen, Astrapaea[4]. Ebenfalls sehr einfache Erscheinungen der gleichen Art zeigen die Wurzelhaare von Riccia und die der Marchantieen. Die Zellhaut derjenigen Wurzelhaare von Riccia, Rebouillia, Targionia, welche nahe der Mittellinie der flachen Stängel entspringen, sowie die der meisten Wurzelhaare von Marchantia und Fegatella wird innerhalb kleiner kreisrund umschriebener Stellen stark verdickt, so dass zapfen- oder stäbchenförmige Vorsprünge von der Seitenwand des Wurzelhaares aus in dessen Innenraum hinein reichen[5]. Bei Marchantia polymorpha kommen in sehr vielen

1) Millardet a. a. O. 2) Abbildung bei Millardet a. a. O.
3) Fritzsche, üb. d. Pollen, Abdr. aus Mém. etc. Petersb., sav. étr. 3, 1837, Tf. 9, f. 5, 6, Tf. 12, f. 30, 31; Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 15, f. 14—18.
4) Fritzsche, ebends. Tf. 9, f. 1—3, Schacht ebens. Tf. 16, f. 1—4.
5) Mirbel in Mém. ac. des sc., Paris 13, Tf. 2, f. 10—12.

Wurzelhaaren statt der im Durchschnitt parallel der Wandfläche kreisrunden Verdickungen der Zellhaut solche von Form kurzer Quer- oder Schrägleisten vor, die als unvollständige Ring- oder Schraubenleisten sich darstellen. An den verdickten Stellen pflegt die Membran des Wurzelhaars eingeschnürt, zwischen denselben aufgetrieben zu sein [1]).

Sehr hoch gesteigert ist das örtliche centripetale Dickenwachsthum von Zellhäuten bei der Entwickelung von Cystolithen. In einzelnen Epidermiszellen der Blätter vieler Urticaceen, wie Ficus (insbesondere der dickblätterigen Arten [2]), Morus, Broussonetia, Humulus, Boehmeria u. a., in Epidermiszellen und Zellen der inneren Gewebe der Stängel mehrerer Justicien [3]) wird an einer gegebenen kleinen rundlichen Stelle — bei Epidermiszellen stets in der Mitte der Aussenfläche — die Zellmembran centripetal verdickt. Es bildet sich eine ins Innere der Zelle ragende Protuberanz von Warzen-, weiterhin von Zapfen-, endlich von Keulenform. Das freie, etwas dickere Ende der Hervorragung wächst nach allen Richtungen rasch an Masse. Es bildet sich zu einem sphäroïdalen, in manchen Fällen wie bei Justicia, Pilea auch spindelförmigen oder gebogenen oder halbspindelförmigen Körper aus einem Stoffe aus, welcher dem der Zellhaut gleich beschaffen ist. Diese von einem dünnen Stiele — dem der Innenwand der Zelle nächsten Theile der Protuberanz — getragene Anschwellung erhält lamellöse Structur. Zwischen ihren Schichten lagern sich Drusen von sehr kleinen, mikroskopisch einzeln kaum oder nicht unterscheidbaren Krystallen kohlensauren Kalkes ab, welche — wie ihr Verhalten bei Beleuchtung mit polarisirtem Lichte zeigt — in jeder einzelnen Druse (Krystallgruppe) um den Mittelpunkt derselben strahlig geordnet sind.

Die Krystalle sind nie der Oberfläche des keulenförmigen Körpers aufgelagert, wie Meyen angiebt, sondern stets zwischen Membranlamellen eingeschlossen; — vergl. Payen und Schacht a. a. O. Die Substanz der Krystalle giebt sich als kohlensaurer Kalk dadurch zu erkennen, dass sie in schwachen Säuren unter Gasentwickelung sich löset. — Vor dem Auftreten der Cystolithen, im Knospenzustande, enthält das Blatt von Ficus elastica eine grosse Anzahl frei im Innern von Zellen liegender sphäroïdaler Drusen eines in Mineralsäuren ohne Aufbrausen löslichen Salzes, die während der Bildung der Cystolithen sämmtlich verschwinden.

---

1) Nägeli in Linnaea 16, 1842, p. 248. — Nägeli schildert diese Wandverdickungen als Faltungen der inneren Lamelle der aus zwei Schichten bestehenden Zellmembran. Ich sehe in der Natur nichts, was auf ein solches Verhältniss sich deuten liesse: bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel erscheinen mir Wand und Verdickungen dieser Wurzelhaare aus gleichartiger Substanz gebildet. Die von Nägeli abgebildete Schichtung (a. a. O. Tf. 9, f. 12—14 scheint mir nur der Ausdruck von Interferenzsäumen.

2) Meyen in Müller's Archiv 1839, p. 255.

3) Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 1, 329; Payen in Mém. p. div. Savants, 9, 85; Weddell in Ann. sc. nat. 4. Sér. 4, p. 267; Schacht in Abh. Senckenb. Ges. 1, p. 133 — Auch die Cystolithen von Ficus elastica einstehen in Zellen der mehrschichtigen Epidermis, welche aus der wiederholten Theilung einer einzigen peripherischen Zellschicht des Blattes mittelst der Blattfläche paralleler Wände hervorgeht. Sie werden aber erst nach Eintritt der ersten dieser Theilungen angelegt. Bei anderen Arten von Ficus, wie salicifolia, australis, unterbleibt diese Vermehrung in den Cystolithen enthaltenden Epidermiszellen (Wedell und Schacht a. a. O. Schacht stellt dies Verhältniss so dar, als ob bei F. elastica die der Cystolithenzelle seitlich benachbarten Zellen der äusseren Epidermislage über der Scheitelfläche derselben sich zusammschlössen. Dies ist nicht zutreffend, denn die Cuticula der Blattfläche verlauft zusammenhängend über die Mitte der doppelten Lage sternförmig geordneter kleiner Epidermiszellen, welche die Aussenfläche der Cystolithenzelle von Ficus elastica deckt.

Den Cystolithen ähnliche Bildungen sind von Rosanoff in den Zellen kleinzelliger Gewebsmassen des Stängelmarkes von Kerria japonica DC. und von Ricinus communis aufgefunden worden. In den Räumen dieser Zellen finden sich Drusen aus Krystallen oxalsauren Kalkes, welche von einer dünnen Membran aus Zellhautstoff umschlossen, und mittelst eines Stranges aus derselben Substanz, als dessen Fortsetzung jene Umhüllung erscheint, an den Innenflächen der Zellwand befestigt sind: selten einseitig, wie die Cystolithen; meist in der Art, dass der Strang quer durch das Lumen der Zelle gespannt ist und an zwei gegenüber liegenden Punkten mit einer Erweiterung in die Wandfläche übergeht. Nicht selten sind sie einfach verzweigt[1]). Der Entwickelungsgang dieser Stränge ist zur Zeit noch unbekannt.

In ihrem ausgebildeten Zustande stellen sie einen Uebergang dar zu den cylindrischen, verästelten Balken aus Zellhautstoff, welche den Zellraum der Caulerpen[2]), der Ausstülpungen befruchteter Embryosäcke von Pedicularis sylvatica[3]) und von Veronica triphyllos, Buxbaumii, Plantago lanceolata und anderen Arten dieser Gattungen durchsetzen[4]). Das erste Auftreten dieser Balken ist aber weit verschieden von demjenigen der örtlichen Wandverdickungen, welche weiterhin zu Cystolithen sich ausbilden. Sie zeigen sich nicht als flache Protuberanzen der Innenfläche der Zellhaut, welche allmälig nach dem Mittelpunkte der Zelle hin wachsen, sondern sie sind bei ihrem ersten Sichtbarwerden unmessbar dünne, durch die ganze Breite des Zellraumes gespannte, mit den Enden der Wand ansitzende Fasern, die allmälig an Dicke zunehmen[5]). Bei Veronica triphyllos ist die Substanz der Balken auch dann noch relativ wasserreich, wenn sie beinahe die volle Dicke erreicht haben. Bei Entziehung eines Theiles dieses Wassergehaltes durch längeres Liegen in Glycerin lösen sie sich, schrumpfend, von der Zellhaut ab. Bei Pedicularis sylvatica sind sie starr und fest mit der Zellhaut schon dann verbunden, wenn ihr Querdurchmesser noch unmessbar klein ist. Ebenso bei Caulerpa[6]). Sie zeigen bei Pedicularis, Veronica und Plantago beim ersten Sichtbarwerden dieselbe reiche Verzweigung, wie nach vollendeter Ausbildung. Bei Caulerpa entstehen die stärkeren Hauptfasern zuerst, erst später bilden sich die Nebenfasern, welche als Verbindungsglieder jener auftreten[7]).

Schacht hat einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Anordnung des beweglichen Protoplasma der Ausstülpungen jugendlicher Embryosäcke der Pedicularis sylvatica und der Bildung der verästelten Balken aus Zellhautstoff nachzuweisen gesucht: jene sollen zu diesen sich umwandeln[8]). Dieser Versuch ist völlig missglückt. Das Netz von Protoplasmaströmen, welches in der jungen Ausstülpung sich findet, ist ein ziemlich einfaches. Seine Verästelungen haben keine Aehnlichkeit mit den reichen Auszweigungen des Systems anastomosirender Zell-

---

1) Rosanoff in Bot. Zeit. 1865, p. 329. Eine undeutliche Andeutung eines ähnlichen Verhaltnisses sah Schacht in Blattzellen von Citrus, welche Krystalle oxalsauren Kalkes enthalten: Abh. Senckenb. Ges. 1, p. 150, Tf. 7, f. 21.

2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 134.

3) Schacht, Entw. d. Pflanzenembryo. Amsterd. 1850, p. 111.

4) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 6, p. 619, 622.

5) Nägeli a. a. O. (Caulerpa. Bei Pedicularis beobachtete ich das Gleiche).

6) Nägeli a. a. O. p. 145. 7) Derselbe a. a. O. p. 146.

8) Schacht in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 342.

hautstoffbalken; weder in der Natur, noch in den treuen Abbildungen Schacht's [1]). Die Anordnung des Protoplasma in strömende Stränge verschwindet zudem längere Zeit vor dem ersten Sichtbarwerden der Fasern. Vor und bei dem Auftreten dieser hat der protoplasmatische Inhalt der Ausstülpung, von sehr zahlreichen kugeligen Vacuolen durchsetzt, ein schaumiges Aussehen.

Centripetales Dickenwachsthum kommt auch an solchen Membranen pflanzlicher Zellen vor, welche nicht vom protoplasmatischen Zelleninhalte berührt werden. Die Wand der Specialmutterzellen der Sporen von Equisetum verdickt sich, die schraubenlinigen Bänder, in welche sie weiterhin sich spaltet, nehmen an Dicke und Breite zu, obwohl sie durch die Zellmembran der Spore vom protoplasmatischen Zelleninhalte getrennt sind [2]). Die Wände der Epidermiszellen mancher Samen sind so stark verdickt, dass zur Samenreife die Zellhöhle vollständig ausgefüllt ist. So durch Verdickung der freien Aussenwand bei Pyrus Cydonia, Plantago Psyllium, Cucurbita Pepo, durch Verdickung der Seitenwände bei den Arten der Gattung Collomia [3]). Die schliessliche Ausfüllung des Lumen der Zelle erfolgt hier durch eine Zunahme der Wanddicke in centripetaler Richtung, während der, im Momente des Zusammenschliessens der Hautsubstanz, kein Zelleninhalt mit der Innenfläche desselben mehr in Berührung steht.

Verbreitung der Verdickungsformen der Zellwand. Zellen mit charakteristischen Unterbrechungen der Wandverdickung sind selten bei einfach gebauten Gewächsen, bei Algen, Flechten und Pilzen und Muscineen, deren Membranen meistens gleichmässig sich verdicken. Doch ist kaum eine der eigenthümlich gestalteten Formen centripetaler Wandverdickung unter diesen Pflanzen ohne Vertretung. Da die vermeintliche völlige Abwesenheit charakteristischer Wandverdickungen bei den sogenannten Zellenpflanzen einst eine systematische Bedeutung gewonnen hatte, so ist es vielleicht nicht überflüssig, einen Blick auf die Verbreitung der Verdickungsformen der Zellhäute im Pflanzenreiche zu werfen. Weite Tüpfel entstehen als Einleitung der Bildung durchbohrender Löcher auf der Membran der Oosporangien von Saprolegnia und anderer Oosporangien, derer von Oedogonium z. B.; in der Scheitelgegend der Sporenschläuche mancher Flechten (Pertusaria leioplaca z. B.) und Ascomyceten (Tuber aestivum) [4]). Enge Tüpfelkanäle sind verbreitet in den Geweben der höheren Fucaceen und der Florideen, auch der einfachsten, deren Sprossen nur aus einer einzigen Zellreihe bestehen, Callithamnion z. B. Diese Bildung der Tüpfel setzt bei Polyides lumbricalis sich fort bis in die bei der Reife sich abgliedernden Zellen der Zweigsysteme der Antheridien [5]).

Locale Verdickung von Zellwänden ist häufig unter den Muscineen, sowohl in der aus ungeschlechtlicher Vermehrung (aus Sporen) entstandenen blättertragenden Generation, als auch (und ganz besonders hier) in der aus Befruchtung des in einem Archegonium eingeschlossenen Keimbläschens hervorgegangenen, der sogenannten Frucht der Moose [6]). — Beispiele für den ersteren Fall bieten die Zellen der Blätter sehr vieler Jungermannien, indem nur in den anderen Zellen des Blattes angränzenden Seitenkanten der Zellen eine stärkere Verdickung der Wand erfolgt [7]); die der Mittellinie des Laubes parallel gestreckten Zellen alter Sprossen von Pellia epiphylla, die im Aequator eine, auf einen schmalen Gürtel beschränkte Verdickung der Wand von Form einer nach Innen stark convexen Ringleiste zeigen [8]); die der Mittellinie der Sprossen nahe entspringenden Wurzelhaare der Riccieen und Marchantieen, deren Innenfläche

1) Vergl. a. a. O. Tf. 14, f. 8 mit Tf. 15, f. 9.
2) Sanio in Bot. Zeit. 1857, p. 664 (die Elateren), Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 3, p. 286 (die noch nicht gespaltene Wand).
3) Hofmeister in Berichten Sächs. G. d. W. 1858, Tf. 1, f. 13.
4) Derselbe in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 33, f. 13, Tf. 35, f. 26.
5) Mettenius, Beiträge z. Botanik. Heidelb. 1850, Tf. 4, f. III, 5.
6) Mohl in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 2. 7) Gottsche in N. A. A. C. L. XX, 1, Tf. 14, f. 11.
8) Schacht, Pflanzenzelle. Tf. 4, f. 3.

mit Hervorragungen, kegelförmigen Spitzen oder kurzen Querleisten besetzt ist[1]). Netzfaserzellen finden sich im Laube einiger Marchantieen, Marchantia polymorpha, Fegatella conica z. B.[2]); Ring- und Spiralfasern in den chlorophyllleeren Zellen der Stammrinde und der Blätter der Sphagnen, welche häufig auch gleich den leistenförmige Wandverdickungen entbehrenden chlorophyllleeren Zellen der Leucobryaceen weite, später zu Löchern werdende Tüpfel besitzen[3]). Enge Tüpfelung beträchtlich verdickter Wände kommt an den, anderen Zellen angränzenden Seitenwänden der Zellen von Laubmoosblättern vor, z. B. in allen Zellen der Blattfläche bei Dicranum spurium[4]); in denen des Blattrandes bei Mnium punctatum[5]). Tüpfel, welche von der Fläche gesehen mit doppeltem Contour umgeben erscheinen, behöften ähnlich, und die in Längsreihen geordnet sind, finden sich in den engen, langgestreckten Zellen des Stammesinneren von Sphagnen, so lange er sich noch im Knospenzustande befindet. Mit Eintritt des letzten Längenwachsthums des betreffenden Stängeltheils werden die Zellwände dünnwandiger, die Tüpfel verschwinden oder werden einfach spaltenförmig[6]). Auf örtlicher, sehr beträchtlicher Verdickung von Zellwänden beruht die Bildung der Peristomzähne der meisten Laubmoosfrüchte, namentlich deren der Bryaceen, Dicranaceen u. s. w. In den Zellen zweier kegelmantelförmiger, der Aussenfläche der Kapsel paralleler Zellschichten des verjüngten oberen Endes der Fruchtanlage findet eine Verdickung der diese Zellschichten trennenden Scheidewände statt, der Art, dass die einer- oder beiderseits verdickten Stellen der Wände Längsleisten darstellen, welche genau an die entsprechenden verdickten Theile der Wand der von unten, unter Umständen auch der seitlich angränzenden Zelle passen[7]). Je nach den Arten verschieden, füllen solche Leisten Kanten der Zellen aus (so bei Hypnum die der Längsachse der Frucht zugewendeten Seitenkanten der äusseren, bei Anacalypta die ihr abgewendeten der inneren der zwei Zellschichten), oder sie sind einzeln oder paarweis mitten auf die der Aussenfläche der Frucht parallelen Seitenwandungen der betreffenden Zellen gesetzt: in den Zellen der inneren Schicht (so dass eine dieser halbcylindrischen Leisten zweien der Eckpfeiler der entsprechenden Zelle der äusseren Schicht entspricht) bei Hypnum, Aulacomnion, umgekehrt bei Anacalypta. Bei Barbula Orthotrichum stehen sie hüben und drüben frei, an den Flächen der die Zellen beider Schichten trennenden Scheidewände. Wo ein doppeltes Peristom gebildet wird, besteht das innere aus ähnlichen Verdickungen der nach Innen gekehrten Wände der inneren beider Zellschichten, — Verdickungen an denen sich die Wände der Nachbarzellen in ähnlicher Weise betheiligen[7]).

Quere Ringfasern, mehrere in einer Zelle, häufig in Spiralfasern übergehend, finden sich in den Zellen der Kapselwand der meisten Marchantieen[8]); je eine der Aussenwand parallele in denen des Haplomitrium Hookeri[9]); Halbringfasern in den Zellen der zweitinneren Zellschicht der Fruchtwandung der Jungermannien mit Ausschluss der Jubuleen[10]); — Spiralfasern in den, zwischen den Reihen der Sporenmutterzellen der Jungermannieen und Marchantieen verlaufenden spindelförmigen sogenannten Schleuderzellen: der verdickte schraubenlinige Streifen ist einfach bei den Jubuleen, Metzgerien; er stellt ein in zwei Parallelstreifen gewundenes endloses Band dar in den Elateren der ächten Jungermannien, derer von Radula, Pellia, Aneura, der Marchantieen[11]).

---

1) Marchantieen: Mirbel in Mém. ac. des sc. 13, Tf. 2, f. 10, 11; Nägeli in Linnaea 16, Tf. 9, f. 13, 14; Riccien: Hofmeister, vergl. Unters.

2) Schleiden in Wiegmann's Archiv 1839, p. 278 und Beitr. z. Bot. 1, p. 70.

3) Mohl, üb. den Bau der porös. Zellen v. Sphagnum, Tübingen 1837 u. verm. Schr., p. 294. 4) Schleiden a. a. O.

5) Wigand, Intercellularsubstanz und Cuticula, Braunschwg. 1850, Tf. 1, f. 23.

6) Hofmeister, vergl. Unters., Tf. 13, f. 8, 8b; Schimper, Sphaignes, Tf. 4, f. 3, 9.

7) Lantzius-Beninga, in Bot. Zeit. 1847, p. 7 und N. A. A. C. L. XXII, 2, 36; Schimper, recherches sur les mousses, Strassburg 1848, p. 71.

8) Gottsche in N. A. A. C. L. XX, 1, p. 359 u. 363. 9) a. a. O. Tf. XV, f. 15.

10) a. a. O. p. 364. 11) a. a. O. p. 370.

Bei den Gefässpflanzen kommen örtliche, centripetal gewachsene Verdickungen der Zellwände in grösster Mannichfaltigkeit vorzugsweise in den Elementarorganen der Gefässbündel und der aus der Thätigkeit eines holzbildenden Cambium hervorgegangenen Gewebe (Holz, secundäre Rinde) vor. Doch werden auch im Parenchym alle überhaupt bekannte Verdickungsformen angetroffen. Ring-, Netz- und Spiralfaserbildungen sind im Allgemeinen häufiger in langgestreckten als in isodiametrischen Zellen. Doch sind auch unter Letzteren solche mit derartiger Wandverdickung nicht allzuselten. Aus Spiralfaserzellen, seltener aus Netzfaserzellen besteht die Wurzelrinde baumbewohnender Farrnkräuter[1]), mehrerer Arten von Pothos, Anthurium, einiger einheimischer[2]) und der grossen Mehrzahl epiphytischer tropischer Orchideen. Ring-, Halbring- und Spiralfasern finden sich in den Zellen der Wandungen der Antherenfächer der meisten Phanerogamen. Spiralfaserzellen bilden die Wände der Sporangien der Equiseten[3]); die Zellen längs der künftig beim Aufspringen entstehenden Spalte sind Ringfaserzellen[4]). Die Specialmutterzellen der Sporen von Equisetum bilden sich zu Spiralfaserzellen mit sehr enger Windung der verdickten Wandstreifen aus. Spiralfaserzellen kommen vor im Blattparenchym von Orchideen (S. 168), Faserzellen der verschiedenen Arten in den Häuten vieler Samen.

Beträchtliche Verdickung der mit engen Tüpfelkanälen besetzten Wand ist in Parenchymzellen, die ein gewisses Alter erreicht haben, eine der gewöhnlichsten Erscheinungen. Aus sehr dickwandigen derartigen Zellen bestehen die Schalen von Steinfrüchten, bestimmte Gewebschichten der Stämme und Blattstiele von Farrnkräutern, das Parenchym des peripherischen Theiles von Palmenstämmen, die steinharten Concretionen der Quitten und Birnen, der Rinde vieler Laubhölzer. Einzeln verstreut sind sie im Marke der Fruchtspindel von Edeltannen, der Magnolien, des Stammes von Menispermum canadense, im Marke und in der Rinde des Stammes von Hoya carnosa, in der Rinde von Viburnum Lantana, Pinus Abies L. — hier wie anderwärts die allmäligsten Uebergänge zu gestreckten oder verzweigten Bastzellen darbietend. In minderem Grade, aber doch sehr merklich verdickte und getüpfelte Zellwände zeigen alle parenchymatischen Gewebe, die mehr als eine Vegetationsperiode überdauern (z. B. Zellgewebe von Rinden); unter kurzlebigen Geweben besonders häufig die, welche Theile von Früchten oder Samen sind. Auch in der verdickten Aussenwand von Oberhautzellen kommen hier und da enge Tüpfel vor, z. B. in der der Blätter von Kiefern[5]), von Cycas revoluta, Elymus arenarius[6]), in den Haaren junger Zweige von Pinus balsamea.

Behöfte Tüpfel kommen nur selten an Parenchymzellen vor. Sie finden sich im Blattparenchym — in isodiametrischen, mit ebenen Flächen über einander stehenden Zellen der die Gefässbündel des Blattes umgebenden Gewebschicht — bei den Kiefern[7]), nach Sanio auch im Parenchym der secundären Rinde von Melaleuca styphelioïdes[8]). — Eigentliche Gitter- oder Siebporen sind zur Zeit nur auf den Wänden lang gestreckter Zellen bekannt. Doch kommt eine ziemlich ähnliche Wandverdickungsform sehr verbreitet in saftreichen Parenchymmassen vor: kleine Tüpfel sind zu kreisrunden oder elliptischen Gruppen vereinigt, und an der von dieser Gruppe besetzten Stelle ist die Zellwand merklich minder verdickt. So in den Rüben von Beta vulgaris, Apium graveolens, in den Wurzelknollen von Phlomis tuberosa[9]).

---

1) Platycerium alcicorne; Hofmeister in Abh. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 5, Tf. 10, f. 17.

2) z. B. Malaxis monophyllos und paludosa, Sturmia Loeselii: Reichenbach fil., Orchideogr. europ. 162; und Spiranthes autumnalis, Irmisch Beitr. Biol. d. Orchid. 34.

3) Bischoff, kryptog. Gew. 1, Tf. 4, f. 27, 28.

4) Henderson, Transact. Linn. soc. 18, p. 567.

5) Meyen's Pflanzenphysiol. I. Tf. 3, f. 12.

6) v. Mohl in Linnaea 1842, Tf. 15, 16 u. verm. Schr. Tf. 9, f. 1, Tf. 10, f. 29.

7) Hartig, forstl. Culturpfl. Tf. 8, f. 15b, 16; Sanio in Bot. Zeit. 1860, p. 198. 8) a. a. O.

9) Andeutungen dieser Structur der Wand finden sich in Abbildungen Kützings: philos. Bot. Tf. 8, f. 6 (Beta), 8. (Fruchtfleisch von Berberis).

§ 26.
Centrifugales Dickenwachsthum der Zellmembran.

Eine Zunahme der Dicke der Zellhaut durch ein Wachsthum in der Richtung senkrecht auf ihre Fläche, welches stetig in die äussersten, peripherischen Theile der Membran fortschreitet, in den weiter nach innen gelegenen successiv erlischt — ein solches Wachsthum kommt erfahrungsmässig nur an Zellenmembranen vor, welche nicht mit anderen Zellen in parenchymatischem Verbande stehen; nur an Zellmembranen, welche frei liegen, an Luft, an Wasser oder an wässerige Inhaltsflüssigkeit von Hohlräumen des Pflanzenkörpers gränzen, oder die, wenn sie eine andere Zellmembran unmittelbar zu berühren scheinen, doch dieser nicht adhäriren (dies z. B. das Verhältniss der Sporenmembranen von Riccia, Anthoceros, Pollenzellmembranen von Pinus zu den Häuten der Specialmutterzellen). Ein derartiges Dickenwachsthum, welches an der ganzen Aussenfläche der Membran gleichmässig stattfindet, kann kaum zur Wahrnehmung gelangen, dafern die Membran auf dem Durchschnitt senkrecht zur Fläche homogen sich darstellt. Nur dann würde es sich deutlicher aussprechen, wenn die Zellhaut an Dicke sehr beträchtlich zunähme, während der Zellraum sich nicht verkleinerte und wenn während dem in der sich verdickenden Membran nicht Structurverhältnisse hervorträten (wie die Bildung nach Innen geöffneter Tüpfelkanäle), welche zur Annahme eines die Flächenausdehnung der Membran begleitenden oder ihr folgenden centripetalen Dickenwachsthums nöthigen. Mit Sicherheit ist kein derartiger Fall bekannt. Anders, wenn eine Membran sich frühzeitig in concentrische Schichten von verschiedener chemischer Beschaffenheit differenzirt, oder wenn an getüpfelten Zellmembranen die äusserste, von den Tüpfelkanälen nicht durchsetzte Lamelle nach Anlegung der Tüpfel an Dicke noch zunimmt. Das Letztere ist der Fall an den Epidermiszellen der Blattoberseite von Cycas revoluta. Die nicht durchbrochene äusserste Schicht derselben hat an Blättern, die in der Entfaltung begriffen sind, eine Dicke von 1,2—1,5 M. Mill. Weiterhin nimmt die Dicke dieser Schicht bis auf 5 M. Mill. zu.

Weit auffälliger ist das örtliche Auftreten oder die örtliche Steigerung des centrifugalen Wachsthums frei liegender oder frei werdender Zellwände, auf welchem das Vorkommen der meisten nach Aussen vorspringenden Spitzen, Warzen, Leisten der Aussenflächen von Zellen beruht. Die äusseren Lamellen derartiger Zellmembranen erhalten meistens sehr frühe schon die Beschaffenheit einer Cuticula. Das örtliche centrifugale Dickenwachsthum, welches zur Entstehung solcher Protuberanzen führt, beschränkt sich dann gewöhnlich auf die cuticularisirten Lamellen der Aussenfläche. So bei der Bildung vorspringender Leisten der Cuticula von Blättern, z. B. von Betula alba, Eucomis regia. Noch entschiedener erscheint das örtlich begränzte centrifugale Dickenwachsthum als eine Function cuticularisirter Membranen da, wo eine Haut, die in ihrer ganzen Masse die optischen und mikrochemischen Eigenschaften einer Cuticula besitzt, Hervorragungen über der Aussenfläche entwickelt, wie die Membranen junger, der Innenhaut noch entbehrender Makro- und Mikrosporen von Selaginellen, der Makrosporen von Salvinia, der Sporen von Anthoceros, Equisetum, der Pollenzellen

von Mirabilis Jalapa, Althaea rosea. Aber auch Membranen, die aus Zellhautstoff bestehen, der mit Iod und einem assistirenden Körper sich bläuet, zeigen beträchtliches örtliches Wachsthum in centrifugaler Richtung. Die Membranen junger Zellenhälften von Desmidieen aus der Gruppe der Euastreen sind ursprünglich glatt. Die kleinen, warzenförmigen Hervorragungen der Aussenfläche (von Cosmarium Botrytis, Euastrum verrucosum z. B.) oder die soliden Dornen der Ecken der grösseren Lappen der Zellen (wie sie z. B. bei Micrasterias rotata, Xanthidium aculeatum und armatum sich finden) entstehen später durch örtliche centrifugale Verdickung der Haut. Ihre Hauptmasse ist Cellulose; sie sind, gleich den nicht verdickten Stellen der Haut, von einer nur äusserst dünnen Cuticula überzogen. Das Nämliche gilt von den Enden und Verzweigungen der Dornen der Zygosporen der Cosmarien und Staurastren, welche Fortsetzungen der äussersten, aus Cellulose bestehenden Membran derselben sind [1]).

Die Hauptmasse dieser Dornen besteht aus der Schicht der äussersten Zellhaut, welche unter der dünnen Cuticula liegt. Aehnliche Erscheinungen zeigen die Aussenmembranen mancher Sporen und Pollenkörner. Die langen nach Aussen vorspringenden Netzleisten der Makrosporen von Selaginella hortorum Mett. sind im Wesentlichen von der Substanz der zweitinneren, glasartig durchsichtigen Schicht des Exosporium gebildet; die äusserste Lamelle der äusseren Sporenhaut, eine Schicht von körniger Beschaffenheit, überzieht sie nur als dünne Lage [2]). Diese Erscheinungen beweisen, dass das centrifugale Dickenwachsthum hier innerhalb einer von der Aussenfläche aus relativ tief eindringenden Schicht der Membran vor sich geht. Dieser Fall ist jedoch der seltenere. Meistens beschränkt es sich auf die sehr dünne oberflächlichste Lamelle der Haut, beziehendlich der weitest vortretenden Stellen von bereits gebildeten Protuberanzen. Dies ergiebt sich aus den im Laufe der Entwickelung eintretenden Formänderungen derselben. Die beiden grossen, mehr als halbkugeligen Hervorragungen der Exine des Pollens von Fichten, Tannen und Kiefern treten auf als flache Kugelabschnitte, die allmälig bauchig werden, indem sie gleichzeitig an Höhe, und zu einer ihre Basis weit übertreffenden Breite zunehmen. Die spitzen Dornen der Exine des Pollens von Malvaceen, die Leisten und Spitzen des Pollens von Cichoriaceen, die scharfschneidigen Netzleisten der Sporen von Tuber aestivum, excavatum und anderen Arten der Gattung sind jung stumpfe breite Hervorragungen, die während des Wachsthums sich zuschärfen; während der Verlängerung sich nach den Enden hin verjüngen.

Es kommen Fälle vor, in denen während des Verlaufes des centrifugalen Dickenwachsthums an den sich bildenden Protuberanzen Zunahme der Masse in anderen, von den auf der Aussenfläche der Zellmembran errichteten Perpendikeln divergirenden Richtungen auftritt. Die dickeren Hervorragungen der Aussenfläche der vegetativen Zelle der Desmidieen Xanthidium armatum, Didymocladon furcigerus werden angelegt als Ausstülpungen der Zellhaut. Haben sie eine bestimmte Länge erreicht, so verdickt sich die Wand centripetal an den

---

1) De Bary (die Conjugaten, Lpz. 1858, p. 51) giebt zwar an, dass diese Dornen als hohle Ausstülpungen der Membran entstehen, die erst allmälig ausgefüllt und solid werden. Dies gilt aber nur für die erste Anlegung der einfachen Dornen, nicht für ihre spätere Ausbildung und für die Auszweigung der Enden. 2) Hofmeister, vergl. Unters. Tf. 23, f. 32.

Enden; diese werden auf eine — bei Xanthidium armatum kürzere, bei Didymocladon längere Strecke zu soliden Körpern aus Membransubstanz. Nun erst bilden sich an ihnen spreizende Dornen, örtliche über die Aussenfläche vortretende Verdickungen der Membran. — Ebenso verhält es sich mit der Entwickelung der an den Spitzen verzweigten Dornen der Zygosporen der Arten von Cosmarium[1]. Auch die an der Aussenmündung sich verengende Trichterform der sehr verdünnten Stellen oder Oeffnungen der Exine mehrerer Pollenkörner beruht auf dem Eintritt eines Wachsthums in tangentaler Richtung während der späteren Zeitabschnitte localen centrifugalen Dickenwachsthums. Der Ringwall, welcher in der Umgebung der Oeffnung sich erhebt, wird an seinem oberen Rande wulstig. So bei Lavatera olbia und anderen Malvaceen, bei Mirabilis[2]. Bei den Arten der letzteren Gattung tritt zu diesem Verhältniss ein zweites, ihm ähnliches, aber gesteigertes. Die Exine des reifen Pollenkorns zeigt innerhalb der centripetal und centrifugal verdickten Strecken, welche zwischen den Austrittsstellen für Pollenschläuche liegen, Hohlräume von Form den Flächen der Membran parallelen Spalten, welche durch zahlreiche enge Kanäle nach Aussen münden[3]. Die junge schon als Cuticula reagirende Exine ist innerhalb der Specialmutterzellen des Pollens völlig glatt. Nach dem Freiwerden der Pollenzellen erst treten die verdünnten Stellen (Austrittsöffnungen für die Pollenschläuche) als leichte Kreise auf ihr hervor. Weit später erst werden die punktförmigen Ausmündungen jener Kanäle sichtbar; gleichzeitig Andeutungen des spaltenförmigen Raumes, von welchem sie ausgehen. Es kann nicht bezweifelt werden, dass die Ueberwölbung der spaltenförmigen Höhlungen, und das Unterbleiben der Ueberwölbung in eng umgränzten Stellen, die zu Ausführungskanälen sich gestalten, in ähnlicher Weise erfolge, wie die Bildung behöfter oder verästelter Tüpfel bei centripetalem Dickenwachsthum. Durch den Eintritt eines der Fläche der Zellhaut parallelen Wachsthumes an den oberen Kanten verdickter, die spaltenförmigen Räume umgebenden Stellen der Exine wird die Decke jener Räume gebildet, die von Anfang an, in Folge einer Unterbrechung jenes Wachsthums an bestimmten Orten, stellenweis durchbrochen ist. Nach solcher Anlegung der Decke wächst sie noch beträchtlich in die Dicke.

Nicht alle sich centrifugal örtlich verdickenden Membranen gränzen an Luft oder Flüssigkeit. Einige Kryptogamensporen entwickeln die Protuberanzen des Exosporium während inniger Berührung desselben mit der Membran der lange sich erhaltenden Specialmutterzelle, in deren Substanz hinein die Hervorragungen der Sporenhaut dringen: Riccia glauca, Riella Reuteri[4], Anthoceros laevis und punctatus[5], Selaginella Martensii[6], Isoëtes lacustris[7], — und bei Marsilea und Pilularia, bei letzteren freilich mit kaum merklicher Entwickelung von Protuberanzen. Ebenso viele Pollenkörner und Pollentetraden, z. B. von Passiflora, Iris, Pinus balsamea, Cephalanthera, Phajus.

---

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 20; de Bary, die Conjugaten, Lpz. 1858, Tf. 6, f. 10, 11. 2) Fritzsche, üb. die Pollen. S. Petersb. 1837, p. 99.
3) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 18, f. 21, 22. 4) Hofmeister in Abh. S. G. W. 1855, Tf. 2, f. 19.
5) v. Mohl in Linnaea 13, 1839, Tf. 5: verm. Schr. Tf. 4, f. 28 — als Merkwürdigkeit sei erwähnt, dass die Stacheln dieser Exosporien als Protoplasmaströme gedeutet wurden: Kützing, philos. Bot. 1, p. 254. 6) Hofmeister, vergl. Unters. Tf. 23, f. 28, 29.
7) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. Tf. 2, f. 1.

Das centrifugale Dickenwachsthum der freien Aussenwände zu Gewebe verbundener Zellen ist nicht auf die Membranstellen allein beschränkt, denen von Innen her Zelleninhalt angränzt. Häufig setzt sich die Entwickelung von Hervorragungen der Aussenfläche über diejenigen Stellen hinweg fort, denen auf der nach Innen gekehrten Fläche die Seitenwandungen von Zellen angränzen. Der Verlauf und die Vertheilung von Leisten oder Spitzen, welche einer Epidermis aufgesetzt sind, ist sehr oft in hohem Grade unabhängig von der Anordnung der Zellen derselben. So laufen z. B. die kurzen Längsleisten der Cuticula der Blätter von Helleborus foetidus, der Stängel von Rumex Patientia [1]), der Schoten von Cakile armoracia über die seitlichen Gränzen der Epidermiszellen eine Strecke weit hinweg [2]). Noch anschaulicher ist das Verhältniss auf den Blättern der Eucomis regia. Ebenso setzt sich die mit Protuberanzen bestimmter Gestalt versehene äussere Membran zusammengesetzter Pollenkörner gleichmässig über die Commissuren und über die Aussenflächen der einzelnen Zellen fort: so z. B. die der Pollentetraden von Neottia ovata, Phajus Wallichii u. a. Orchideen [3]).

§ 27.

Differenzirung des Wassergehalts der Zellmembran senkrecht zur Fläche derselben (Schichtung).

Die elastische Haut der Pflanzenzelle erhält ihre Festigkeit, indem eine Schicht halbflüssiger von Wasser durchtränkter Substanz einen Theil ihres Wassergehalts ausstösst (§ 20). Aber nur einen Theil. Die Haut jeder lebendigen Pflanzenzelle ist unter allen Umständen wasserhaltig; die Membranen lebhaft vegetirender Zellen sind wasserreich. Die feste Substanz der Zellhäute und das Wasser ziehen sich energisch an. Trockne oder wasserarme Zellhäute vermögen Imbibitionswasser aus Körpern an sich zu reissen, die bei der heftigsten mechanischen Pressung kein tropfendes Wasser abgeben. Gewisse Schimmelpilze wachsen auf lufttrockenen Amylumkörnern, auf krystallisirtem Rohrzucker. In anscheinend trockner, bei Pressen und Zerreiben kein Wasser abgebender Erde stehende Pflanzen behalten Tage lang ihren Turgor, obwohl sie durch Verdunstung Massen von Wasser verlieren. Sie nehmen also aus dem trockenen Boden Wasser auf.

Dem Princip der Undurchdringlichkeit der Materie gemäss kann die Einlagerung von Wasser in imbibitionsfähige Körper nur gedacht werden als eine Lagerung von Wassertheilchen auf und zwischen kleine Theilchen der festen Substanz. Die kleinen Theilchen des festen Stoffes der Zellhaut müssen von Hüllen aus Wasser umgeben sein; aus Hüllen, deren Mächtigkeit nach der Natur der Membransubstanz und nach Maassgabe der äusseren Verhältnisse veränderlich ist. Ganze Membranen sind um so wasserreicher, je weiter die Masse der festen Substanztheilchen hinter die der Wasserhüllen zurücktritt; je relativ mächtiger die letzteren sind: ein Verhältniss, welches ebensowohl auf absolut geringer Grösse der festen Theilchen, als auf absolut beträchtlicher Dicke der Wasserhüllen beruhen kann. Specifisches Gewicht, Dichtigkeit, Lichtbrechungsvermögen der Membransubstanz sind grösser, als die gleichen Eigenschaften des Wassers. Isolirte Mem-

1) v. Mohl in Linnaea 16, p. 412. 2) Cohn in Linnaea 23, Tf. 2, f. 11.
3) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, Tf. 5, f. 9; Tf. 6, f. 5.

branstücke, die abgezogenen Aussenflächen von Epidermiszellen z. B., sinken im Wasser unter; nur solche Pflanzentheile schwimmen, welche relativ viele Luft in Hohlräumen eingeschlossen enthalten. Das beträchtliche Ueberwiegen des Lichtbrechungsvermögens der Zellhaut über dasjenige des Wassers zeigt jeder Blick durchs Mikroskop auf ein in Wasser liegendes pflanzliches Gewebe. Je wasserärmer eine Zellhaut, um so dichter, um so stärker lichtbrechend ist sie. — In neu gebildeten Zellmembranen ist der Wassergehalt gleichartig vertheilt. Solche Zellwände besitzen in ihrer ganzen Masse, von der Fläche wie auf Durchschnitten gesehen, gleiches Lichtbrechungsvermögen. Kein Unterschied im Verhalten gegen durchfallendes Licht lässt auf Verschiedenheiten des Wassergehalts, der Dichtigkeit einzelner Theile der Membran von anderen schliessen. Bei vorrückendem Alter und Wachsthum der meisten pflanzlichen Zellhäute aber differenziren sich in denselben Parthieen grösseren von solchen geringeren Wassergehalts, und zwar sowohl in der Richtung senkrecht auf die Fläche, als in Richtungen parallel derselben. Vorzugsweise deutlich wird die Differenzirung in der ersteren dieser Richtungen. Lamellen grösseren Wassergehalts, geringeren Lichtbrechungsvermögens sondern sich von relativ wasserärmeren, stärker lichtbrechenden. Die Membran erhält einen aus verschiedenen Schichten zusammengesetzten Bau.

Die Zusammensetzung pflanzlicher Zellmembranen von im übrigen gleichartiger chemischer Constitution aus Schichten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ist eine Erscheinung von weitester Verbreitung. Dass die Verschiedenheit des Lichtbrechungsvermögens, in Folge deren diese Lamellen auf Durchschnitten (durch das Messer oder durch die Einstellung des Mikroskops auf ein bestimmtes Niveau gewonnenen) als gesonderte Schichten der Membran erkannt werden können, lediglich auf Unterschieden des Wassergehalts beruht, geht aus folgenden Thatsachen hervor. Die Erkennbarkeit der Schichtung ist abhängig von einem bestimmten Maasse des Flüssigkeitsgehalts der Membran überhaupt. Sinkt der Wassergehalt unter dieses Maass, so kann die Schichtung nicht wahrgenommen werden. Sie tritt hervor, wenn dann der Membran in irgendwelcher Weise Wasser oder eine andere, zur Substanz der Zellmembran grosse Affinität besitzende Flüssigkeit eingelagert wird, ein Vorgang, welcher selbstverständlich mit Vermehrung des Volumens, mit Aufquellung der Membran verbunden ist. Bis zu einem bestimmten Punkte wird die Schichtung deutlicher, die Schärfe der Umgränzung und die Zahl der wahrnehmbaren Lamellen wächst mit der Zunahme der Masse eingelagerter Flüssigkeit. Bei noch reichlicherer Flüssigkeitsaufnahme, bei noch weiter fortgesetzter Quellung tritt die Deutlichkeit der Schichtung wieder zurück und verschwindet endlich, indem auch die, bis dahin flüssigkeitsärmsten Lamellen im Laufe der Einwirkung des Quellungsmittels eine so grosse Quantität Flüssigkeit aufnehmen, dass die Differenz der Lichtbrechung zwischen ihnen und den zuvörderst stark aufgelockerten Schichten verschwindet.

Zellwände, deren Durchschnitte bei Durchtränkung mit Wasser deutlich vielfältige Schichtung zeigen, lassen sehr allgemein diese Schichtung in absolutem Alkohol nur unvollständig, und nach vollkommener Austrocknung noch unvollständiger oder gar nicht erkennen. So zeigen z. B. feine Querdurchschnitte trockener Bastzellen von Cinchona calisaya nur unvollkommene Andeutungen concentrischer Schichtung. Bei Befeuchtung solcher Schnitte mit absolutem Alkohol werden 10—20 das Licht verschieden brechende Schichten deutlich. Nach Zusatz vielen Wassers steigt die Zahl der unterscheidbaren Schichten um etwa das zehnfache. Jede der in Alkohol deutlich gewordenen Lamellen giebt sich dann als ein Complex zahlreicher sehr dünner Schichten zu erkennen. — Zarte Durchschnitte der Epidermiszellen einjähriger Sprossen des Pinus Laricio Poir. v. Pallasiana (P. taurica Hort.) zeigen in Alkohol keine Schichtung (abgesehen von der Differenz zwischen Cuticula und Zellstoffschicht); in Wasser gebracht schwillt letztere etwa um $1/_4$ des Querdurchmessers auf und zeigt sich aus 5 Schichten zusammengesetzt. Aehnlich verhalten sich die verdickten Parenchymzellwände der Rinde 8 Wochen

alter Sprossen von Hoya carnosa. — Trockene Zellmembranen vegetativer Sprossen der Florideе Griffithia corallina (von Herbarienexemplaren genommen) zeigen keine Schichtung der Wand; nach Zusatz von Wasser dagegen eine bis 15fache. — Aehnlich Cladophora fracta, in Alkohol und in Wasser untersucht; Haare von Hibiscus Trionum u. v. A.

Die Fähigkeit zur Aufnahme reinen Wassers ist für die meisten pflanzlichen Zellhäute in ziemlich enge Gränzen eingeschlossen. In den Ausnahmefällen der Erlangung stärkeren Aufquellungsvermögens auf späteren Entwickelungsstufen tritt eine Differenzirung in Schichten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens auch da mit grösster Deutlichkeit hervor, wo sie vor Eintritt der Quellungsfähigkeit selbst in Wasser nicht sichtbar war. So bei den einzelligen Algen Gloeocapsa und Gloeocystis, deren mit vorrückendem Alter sehr bedeutend aufquellende Häute bis zur Erreichung einer Dicke von etwa dem Doppelten des Durchmessers des protoplasmatischen Zelleninhalts homogen, dann aber vielfältig geschichtet erscheinen[1]. — Die Zellmembranen des Hydrodictyon utriculatum lassen während der Vegetation nur drei Schichten der Wand erkennen: zu äusserst eine dünne Cuticula, eine mittlere dickere von geringem, eine dünnere innerste Schicht von stärkerem Lichtbrechungsvermögen. Letztere beide verhalten sich in ihren Reactionen gegen Iod und Schwefelsäure gleichartig, beide sich bläuend. Zur Zeit der Bildung der Schwärmsporen quellen diese inneren zwei Schichten nach allen Richtungen auf. Sie sprengen die Cuticula[2], und nun stellt jede der beiden inneren Schichten als ein Complex sehr zahlreicher, dünner Lamellen von abwechselnd stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögen sich dar. — Die Membran der Pollenschläuche von Crocus vernus ist im Moment des Auftreffens auf den Embryosack homogen und verhältnissmässig dünn. Wenig weiter vorgerückte Zustände zeigen erhebliche Verdickung der Membran, und dann deutliche Schichtung derselben. Diese Veränderungen treten binnen so kurzer Frist ein (in weniger als 24 Stunden), dass sie nicht auf Dickenwachsthum im engeren Sinne, sondern nur auf Quellung beruhen können[3]. Lebhaft vegetirende Zellen der Spirogyra Heerii zeigen an den Querwänden des Fadens keine Schichtung. Wenn die Pflanze bei der Zimmercultur kränkelt, so sondert sich jede Querwand aufquellend in fünf Lamellen: eine mittlere, dickste, stark lichtbrechende; zwei dünne schwächer lichtbrechende zu beiden Seiten derselben, und zwei den Zellhöhlen angränzende stärker refringente. Die letzteren erscheinen als unmittelbare Fortsetzungen der festen Schicht der (von zu Gallerte aufgequollener Membransubstanz umkleideten) freien Aussenflächen der Zellen; die beiden anderen keilen sich seitlich aus, etwas in die Seitenflächen der Zellen eingreifend. Indem jene, den Zellhöhlungen nächsten Schichten der Querscheidewände von den schwach lichtbrechenden sich trennen, und diese zu formloser Gallerte aufquellen, zerfallen die Fäden in ihre einzelnen Glieder. Zwischen je zweien solchen Gliederzellen liegt dann die frei gewordene dichtere Mittellamelle der Querwand, von Form einer kreisrunden Scheibe, die jederseits mit einer vorstehenden, rechtwinklig ansitzenden, ringförmigen Leiste des Randes versehen ist.

Noch anschaulicher ist der Zusammenhang zwischen Aufquellen und Differenzirung in Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts bei vielen Zellwänden der Aussenfläche von Samen und Perikarpien, welche mit Wasser zu Gallerte sich umwandeln, z. B. denen der Samen von Plantago Psyllium, Cydonia vulgaris, der Perikarpien von Salvia Horminum, Ocymum Basilicum, Senecio vulgaris (der Haare des Perikarps). Im trockenen Zustande zeigen Durchschnitte dieser Membranen kaum eine Spur von Schichtung; in Alkohol nur schwache Andeutungen derselben; in Wasser werden in ihnen um so zahlreichere Lamellen verschiedener Lichtbrechung deutlichst sichtbar, je weiter bis zu einem gewissen Grade die Aufquellung vorschreitet. Besonders auffällig sind diese Verhältnisse bei Plantago Psyllium und bei Cydonia. Durchschnitte trockner Samen zeigen keinerlei Structur der Membranen der Aussenfläche. Auch nach Zusatz von Alkohol tritt keine Schichtung in ihnen hervor. Aber schon bei Zusatz von nur wenigem Wasser wird ein geschichteter Bau der Zellhäute kenntlich; immer zahlreichere Schich-

1) Nägeli, einzellige Algen, Zürich 1849, p. 48, 65. 2) A. Braun, Verjüngung, p. 204.
3) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 689.

ten treten auf, je mehr die Membran in Richtung senkrecht zu ihrer Fläche aufquillt, bis endlich nach Sprengung der deckenden Cuticula die am stärksten gequollenen Membranschichten zu formlosem Schleim anschwellen und im Wasser sich vertheilen. Die minder gequollenen trennen sich dann von einander, und liegen, kappenförmig, frei im Wasser[1]). Endlich quellen auch sie mehr und mehr auf, das ganze Produkt der Quellung wird zu einer structurlosen Gallerte; mit Erreichung des Maximum des Wassergehalts ist die Differenz stärker und schwächer lichtbrechender Schichten wieder verwischt, wie sie im Zustande des minimalen Wassergehalts es war. — Aehnlich in den aufquellenden Membranschichten der Perikarpien von Labiaten, Ocymum Basilicum, Salvien z. B. nur dass hier die Zellhöhlung lang gezogen, die Schichtung auch den Seitenwandungen parallel ist (vgl. § 28). Die Differenzirung während der Dickenzunahme in Wasser stark aufquellender Zellmembranen in Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ist indess keine ganz allgemeine Erscheinung. Die innere, unter der Cuticula gelegene Schicht der Epidermiszellen der Samen von Linum usitatissimum quellen in Wasser rasch auf, die Cuticula sprengend. Pollenkörner der Maranta zebrina, in Wasser gebracht, lassen die innere Schicht ihrer Membran auf das Vier- bis Fünffache des radialen Durchmessers anschwellen, so dass durch den auf den flüssigen Inhalt geübten Druck die Pollenhaut gesprengt, der Zelleninhalt ausgetrieben wird[2]). Die Membran junger Specialmutterzellen der Sporen des Equisetum limosum quillt in Wasser zu drei- bis vierfacher Dicke auf[3]). Aber in allen diesen Fällen wird auch nach dem Aufquellen keine Schichtung der Membran beobachtet. Auch bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel werden in den angeschwollenen Zellhäuten keine Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens sichtbar.

Eine Schichtung der Zellhaut, derjenigen ähnlich, welche in Membranen stärkeren Aufquellungsvermögens bei reichlicherer Wasseraufnahme zur Erscheinung gelangt, kann in vielen undeutlich oder gar nicht lamellösen Zellhäuten von geringer Capacität für Wasser durch Anwendung anderer Quellungsmittel sichtbar gemacht werden. Die lebenden Zellen grösserer Cladophora-Arten, namentlich der Cl. fracta, glomerata zeigen nur wenig deutlich einen geschichteten Bau der Membran. Behandlung mit verdünnter Essig- oder Salzsäure genügt, die Zellhaut um etwa das Doppelte bis Dreifache in die Dicke aufquellen zu lassen, und dann erscheinen die dickeren Membranen aus sehr zahlreichen, dünnen Schichten zusammengesetzt[4]). Bei solchen dickwandigen Holz- und Bastzellen, bei Zellen des dickwandigen Rindenparenchyms, des harten Endosperms von Palmen und Liliaceen u. s. w., die zuvor keine Schichtung erkennen lassen, bedarf es zur Sichtbarmachung derselben der Anwendung von concentrirter Salzsäure; oder von Schwefelsäure angemessener Concentration, oder der Behandlung mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali (sei es kurz dauernder bei Siedehitze, oder längerer Digestion bei gewohnlicher Temperatur) und nachherigen Auswaschens mit Ammoniak; — bei cuticularisirten Membranen, z. B. derer der Oberhautzellen von Viscum album, längerer Maceration in Kalilauge[5]).

Die sichtbare Differenzirung pflanzlicher Zellhäute in Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts tritt erst nach Erreichung einer bestimmten Dicke der Zellhaut ein. Sie schreitet dann in dem Maasse vorwärts, als die Membran ferner in die Dicke wächst. Mit der Zunahme der Wanddicke nimmt auch die Zahl der Schichten zu. Der Verlauf der neu auftretenden Schichten wird bestimmt, durch die Gestaltung der Innenfläche der Zellhaut. In einer bis dahin homogen erschienenen Membran oder Schicht einer Membran scheiden sich Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens nur insoweit von einander, als die betreffende Membranschicht ein bestimmtes Maass der Dicke besitzt. Wo der

1) Cramer in Nägeli und Cramer, pflanzenphys. Unters. 3, Zürich 1855, p. 1; Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W., math. phys. Cl., 1858, p. 22.
2) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 640.
3) Derselbe in Pringsh. Jahrb. 3, p. 284.
4) v. Mohl, verm. Schr., p. 365.
5) v. Mohl in Bot. Zeit. 1849, p. 595.

Durchmesser der Membran der Gränze dieses Maasses sich nähert, nehmen die neu auftretenden Lamellen an Mächtigkeit ab; wo dieser Durchmesser unter jenes Maass sinkt, keilen sie sich seitlich aus. Das centripetale Dickenwachsthum pflanzlicher Zellhäute ist an bestimmten Stellen am intensivsten, meist an denjenigen, in welchen die grössten Durchmesser der Zellen deren Wände schneiden, und nimmt von da nach den Durchschnittsstellen des kleinsten Durchmessers hin stetig ab — ein Verhältniss, welches zur Abrundung des Raumes ihre Wände verdickenden Zellen führt (S. 166) führt. Daraus folgt nothwendig eine Ungleichheit der Wandverdickung jeder nicht kugeligen Zelle. An den dickeren Wandstellen ist die Schichtung stets deutlicher, sind die Lamellen dicker, als an den dünneren. Bei sehr grossem Unterschied der Wanddicke unterbleibt an Letzteren die Differenzirung in sichtbaren Schichten verschiedenen Wassergehalts völlig. Die Anordnung der Schichten ist eine concentrische, da während des centripetalen Dickenwachsthums der Zellhaut neue Lamellen der jeweiligen Innenfläche parallel sich ausscheiden. Die innerste, der Zellhöhle nächste Schicht einer Membranstelle verlauft der Innenfläche der Zellwand annähernd parallel; der Verlauf mittlerer und äusserer Lamellen der Zellhaut nähert sich dem Parallelismus mit je der nächst äusseren Lamelle.

Der experimentelle Nachweis des Auftretens der Schichtung erst nach Erreichung einer bestimmten Membranendicke hat insofern einige praktische Schwierigkeit, als einestheils die Zahl der Objecte nicht gross ist, welche bei beträchtlicher absoluter Grösse eine deutliche Schichtung der Membran bei der Untersuchung in Wasser, ohne Anwendung energisch eingreifender Quellungsmittel zeigen, und als andererseits individuelle Unterschiede der zu untersuchenden Zellen gleicher Art die Richtigkeit der Schlüsse zu stören vermögen. Die Mittheilung einer Reihe specieller Angaben von Messungen wird deshalb am Platze sein.

Zu Gruppen von 4—12 vereinigte getüpfelte Parenchymzellen der alten Stängelrinde von Hoya carnosa zeigen sehr deutliche Schichtung. In 6—8 Wochen alten Sprossen finden sich in nächster Nachbarschaft, in der nämlichen Gruppe, Zellen mit deutlich geschichteter Wand neben solchen mit beträchtlich verdickter Wand, in welcher die besten optischen Hülfsmittel[1] keine Schichtung nachzuweisen vermögen. Die Wanddicke dieser und jener Zellen ist nicht beträchtlich verschieden. Die Membran der dünnwandigsten geschichteten Zellen mass im Minimum 5,1 M. Mill., im Mittel aus 12 Messungen, unter denen die maximale Wanddicke 8,02 M. Mill. betrug 6,67 M. Mill. Acht besonders dickwandige Zellen mit noch völlig ungeschichteten Membranen ergeben eine mittlere Wanddicke von 7,73 M. Mill., die dickste mass 8,26 M. Mill. — Die dünnwandigste unter den überhaupt als zu derartigen Zellen gehörig kenntlichen Zellen hatte eine Wanddicke von 2,19 M. Mill. (alle Messungen sind in der Mitte von Seitenwänden genommen). Wo Schichtung auftritt, sind sofort 5 Schichten mir kenntlich, nie weniger.

In ausgebildeten Zellen der Blätter der Meeresalge Dasycladus clavaeformis zeigen, gleich der einen Zelle des Stammes, bei voller Ausbildung sehr ausgeprägte Schichtung der Wand. In Häuten basilarer Blattzellen von 2,9 M. Mill. bis 4,7 M. Mill. Dicke ist keine Spur dieser Schichtung zu sehen. Ihre erste Andeutung, eine das Licht minder stark brechende Mittellamelle der Wand, finde ich in Zellhäuten von (im Mittel) 8,99 M. Mill. Dicke; scharf ausgeprägte Schichtung in 5 Lamellen in den Zellen (nächst älterer Blätter) mit 9,7 M. Mill. Wanddicke. — Epidermiszellen des heurigen, 7 Wochen alten Sprosses von Pinus Laricio v. Pallasii zeigen bei 1,21 M. Mill. Dicke der Seiten- wie der Aussenwände keine Spur von Schichtung; in einjährigen Zweigen dagegen bei 7,27 M. Mill. Dicke der Aussenwand und 8,8 M. Mill. Dicke der Seitenwände Zusammensetzung aus mindestens 6 stärker und 6 schwächer lichtbrechenden Schichten von nicht messbar verschiedener Mächtigkeit, so das auch in diesem Falle die homogen erscheinende Wand

1) Hartnack, syst. à l'immers. 10.

der jungen Zelle um Vieles dicker ist, als irgend eine Lamelle der Wand der ausgebildeten. — Die Membran der (meist sternförmig zu mehreren zusammengeordneten) schlank kegelförmigen Haare der Stängel und Blätter von Lavatera trimestris ist im Alter deutlich geschichtet. Scharf gezeichnete Schichten (nicht unter 6 an der Zahl) sah ich nicht in Haaren von geringerer Wanddicke als 11,13 M.Mill.; die ersten Andeutungen von Schichtung in Haaren von 8,9 M.Mill. Wanddicke, aber auch Haare von 9 M.Mill. Wanddicke ohne jede Spur einer Schichtung. In Haaren, deren Wand 7 M.Mill. dick ist, fehlt die Schichtung beständig, obwohl auf die äusseren 7 M.Mill. Wanddicke alter Haare mindestens 4 dichtere und 4 minder dichte Lamellen kommen. — Die Zusammensetzung aus Lamellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens besteht bei den Caulerpen nicht allein innerhalb der dicken Zellmembran, sondern auch innerhalb der balkenförmigen, verästelten Fasern, welche frei durch den Zellraum von Wandfläche zu Wandfläche verlaufen. Die Schichten dieser Fasern sind zur Achse der in der Regel cylindrischen Faser concentrisch geordnet. Die Fasern treten in den jüngsten Theilen des Stammes und der Blätter als äusserst dünne Fäden auf, nehmen mit der Ausbildung des Pflanzentheils, und während des Dickenwachsthums der Membran desselben allmälig an Dicke zu, und lassen eine Schichtung erst dann erkennen, wenn sie nahezu ihren definitiven Querdurchmesser erreicht haben. Verlauf und Schichtung der Faser ist dann durch alle Lamellen der geschichteten Zellwand hindurch, bis an die äusserste dieser Lamellen, kenntlich (Fig. 53). Es ist klar, dass das Dickenwachsthum der Faser, soweit sie in die sich verdickende Wand eingeschlossen ist, gleichzeitig mit dem Dickenwachsthum der Wand, aber in zu diesem senkrechter Richtung erfolgen muss und dass die Schichtung des in die Wand eingeschlossenen Theiles der Faser nicht durch Auflagerung verschieden beschaffener Lamellen auf die Aussenfläche des bereits vorhandenen Theils der Faser, sondern nur durch Differenzirung der durch Intussusception an Dicke zunehmenden Fasersubstanz selbst entstanden sein kann[1]).

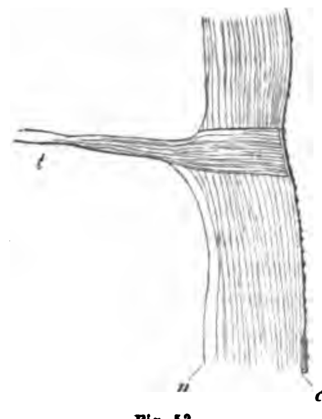


Fig. 53.

Weitere Beispiele ähnlicher Verhältnisse ergeben sich aus der Zunahme der Lamellenzahl der äusseren, gemeinsamen Umhüllungsschichten der Häute der Einschachtelungssysteme von Tochter- in Mutterzellen bei vorrückender Ausbildung (S. 194).

Das im Vorstehenden bezeichnete Verhältniss bedingt die Abweichung der Schichten vom Parallelismus unter einander und vom Parallelismus mit den Flächen der Membran, welches in den allseitig stark verdickten, auf dem Durchschnitt nicht kreisrund äusserlich umgränzten Zellen in der Annäherung des Verlaufes der inneren Schichten an die Kreislinie hervortritt. — Ebenso bedingt es eine grössere Zahl der Lamellen, und einen mit der Annäherung an die Zellhöhle zum Parallelismus mit der Innenfläche der Wand hinstrebenden Verlauf derselben in den dickeren Wandstellen einseitig vorzugsweise verdickter Zellhäute. Es ist eine fernere Folge der nämlichen thatsächlichen Verhältnisse, dass jeder Complex von Tochterzellen, welches aus Theilung einer bereits in Wandverdickung und Differenzirung der Membran zu verschiedenen Lamellen begriffenen Mutterzelle hervorgegangen ist, ein Einschachtelungssystem der Lamellen der Tochterzell-

Fig. 53. Durchschnitt der Einfügungsstelle eines der durch Zellraum verlaufenden Balken in der Zellhaut, von Caulerpa prolifera. *t.* Zellhautstoffbalken. *n.* Aus Zellhautstoff bestehende Schichten der Membran. *c.* Cuticula.

1) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 139; pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 285.

häute in die der Mutterzellhäute erkennen lässt. Eine Anzahl von concentrischen, unter sich annähernd parallelen Lamellen, in welche die Mutterzellhaut vor oder nach der Theilung sich differenzirt hat, umgiebt den ganzen Complex. An diese gemeinsame geschichtete Hülle schliessen sich von Innen Systeme concentrischer Lamellen an, deren jedes auf eines der Fächer (Tochterzellen) sich bezieht, in welche die Mutterzelle sich theilte. In deutlichster Weise zeigt sich diese Erscheinung, schon bei der Untersuchung in Wasser, in den Complexen von je vier, durch die Mutterzellmembran umschlossenen, Specialmutterzellen des Pollens von Malvaceen und Cucurbitaceen (Althaea rosea und Cucurbita maxima z. B.)[1]), in den Fäden der Zygnemacee Zygogonium ericetorum, in den Zellenfamilien von Gloeocystis und Gloeocapsa, in den älteren Aesten grosszelliger Florideen, z. B. der Griffithia corallina. Nach Behandlung mit Essig- oder Salzsäure tritt sie hervor in den grossen Cladophoren, wie Cl. glomerata und fracta[2]) nach Maceration in Salpetersäure und chlorsaurem Kali in Complexen dickwandiger Holzparenchym- und Bastparenchymzellen vieler Laubhölzer.

In mehreren dieser Fälle zeigt sich der geschichtete Bau auch der gemeinsamen Hülle, als welche die Haut der Mutterzelle den gesammten Zellencomplex umgiebt, erst geraume Zeit nach der Theilung der Mutterzelle, und nach vorausgegangener erheblicher Verdickung der Zellwände. Bei Gloeocapsa und Gloeocystis sind die Membranen einzelner Zellen oder wenigzelliger Familien in der Regel ungeschichtet, oder doch nur insofern geschichtet als jede der Tochterzellen durch eine, der Aussenfläche ihres protoplasmatischen Inhalts parallele, von der gemeinsamen Hüllmembran der Familie differente Schicht umgeben erscheint. Erst nach weiterer Ausbildung, nach Zunahme der Grösse, Zellenzahl und Dicke der Wandungen der ganzen Zellenfamilie tritt die Differenzirung der Membranen in sehr zahlreiche Lamellen verschiedener Dichtigkeit ein[3]).

Die fortwachsenden Endzellen lebhaft vegetirender Pflanzen der Cladophora glomerata, welche einige Zeit in einer Mengung von Glycerin und Essigsäure gelegen haben, lassen in der Mittelgegend die erste Andeutung der Schichtung der, an der Spitze homogen erscheinenden Membran erkennen. Eine schwächer lichtbrechende Lamelle ist hier zwischen eine stärker lichtbrechende äussere und innere eingeschaltet. An der Anfügungsstelle der queren unteren Wand der Endzelle an die freien Aussenwände des Zellfadens erscheint die Zellwand in fünf Lamellen gesondert. Die innersten Lamellen verlaufen parallel der Innenfläche der Zellhaut; vier Lamellen bilden die, der Endzelle und der ihr nächsten Gliederzelle gemeinsame äussere Membranschicht. Die Dicke der gesammten Membran betrug hier 3,59 M. Mill. An den Seitenflächen älterer Glieder sind in der gemeinsamen äusseren Schicht der Wand mindestens 10 verschiedene Lamellen unterscheidbar, oft weit mehr; die gesammte Dicke der Wand ist auf 8 M. Mill. gestiegen. Die Zahl der Lamellen derjenigen Schichtensysteme, welche nicht in unmittelbarer Berührung mit dem Zelleninhalte stehen, steigt somit nach der Einschaltung von Lamellen, die zu einem in diese eingeschachtelten Systeme gehören, noch auf das Doppelte und mehr. — Da die Clad. glomerata aus schnell fliessendem Wasser so gut als ausschliesslich durch Theilung der Endzellen der Auszweigungen die Zahl ihrer Zellen vermehrt, darf diese Beobachtung als eine beweisende gelten.

Aus dem Lagenverhältniss der Schichten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens verdickter Zellhäute zum Zellraum ergiebt sich die, zwei verschiedenen Typen folgende, Anordnung dieser Schichten in solchen Zellmembranen, bei denen die Wandverdickung an bestimmten Stellen zurückgeblieben oder ganz unterblieben ist: in den Tüpfel- und Faserzellen.

---

1) vgl. Nägeli, Bild. des Pollens Tf. 3, f. 49—51; Pringsheim, Pflanzenzelle Tf. 4, f. 4—8.
2) vgl. v. Mohl, verm. Schr. Tf. 12, f. 13.
3) Nägeli, Gatt. einzell. Algen Tf. 1, 4, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 282.

In Zellen mit engen Tüpfelkanälen reicht jede Schicht auf dem Längsdurchschnitt eines solchen Kanals anscheinend bis unmittelbar an dessen Höhlung und endet hier plötzlich. Wandverdickungen dagegen, die grössere Strecken unverdickter Zellhaut zwischen sich lassen, wie Längs-, Quer- und Ringleisten der Zellwand, Netz- und Spiralfasern, zeigen, wenn überhaupt, eine der nach Innen convex verspringenden Fläche der Verdickung parallele Schichtung in Lagen, deren gemeinsames Centrum nicht der Mittelpunkt der Zelle, sondern ein Punkt ausserhalb des Zellraumes, meistens ein Punkt innerhalb der äussersten Lamelle der verdickten Stelle der Zellhaut ist.

Schichtung von engen Tüpfeln durchsetzter Zellhäute, deren Schichten ohne Ablenkung bis an die Tüpfelkanäle reichen, ist eine so verbreitete Beschaffenheit der Haut von Zellen mit engen Tüpfelkanälen, dass die Nennung von zahlreichen Beispielen überflüssig erscheint. Nur einige der Fälle seien erwähnt, wo die Zellhaut ohne weitere Vorbereitung auf dünnen Durchschnitten diese Beschaffenheit besonders deutlich zeigt: die spindelförmigen Zellen der Bastplatten von Farrn [1]), die Bastzellen der meisten Palmen [2]), der Chinarinden, der Zapfenspindel von Pinus balsamea, des Stammes von Cereus grandiflorus [3]), die dickwandigen Parenchymzellen der Peripherie des Stammes der schwachfaserigen brasilischen Palme (Iriartea exorhiza?) der Rinde von Hoya carnosa. Einen Uebergang von diesen Bildungen zu der gegen den Innenraum der Zelle convex schaligen Schichtung der Wandverdickungen zeigen die mit mässig weiten Tüpfeln besetzten dicken Wände der Endospermzellen vieler Palmen, z. B. der Phoenix dactylifera [4]). Jede Schicht der Zellhaut biegt in der Nähe eines Tüpfelkanals um, bis an seine blinde Endung an der äussersten Lamelle der Zellhaut als Röhre ihn umschliessend. Aufs schärfste ausgeprägt ist aber die nach Innen convexe Schichtung in den, von ausgedehnten dünn gebliebenen Räumen der Zellhaut unterbrochenen Wandverdickungen in den Zellen der Cotyledonen von Schotia [5]), des Rindengewebes von Amaranthaceen und Chenopodeen [6]), des Peristoms einiger Laubmoose, z. B. Barbula [7]), endlich in den seltenen Fällen, wo an Netz-, Spiral- und Ringfasern eine Schichtung sichtbar gemacht werden kann [8]). Die ganze Differenz ist übrigens nur eine relative, in der Hauptsache eine scheinbare. Wie das Verhalten getüpfelter Zellhäute in polarisirtem Lichte lehrt (§ 38), biegt jede Lamelle an dem Eingange eines Tüpfelkanals um, und verlauft noch eine kurze Strecke der Innenfläche desselben parallel, bevor sie sich auskeilt. Es liegt nur an der Unvollkommenheit unserer Instrumente, dass dieses Verhältniss an dickwandigen Zellen mit sehr engen Tüpfelkanälen nicht unmittelbar beobachtet werden kann. Wo die Dimensionen riesenhaft sind, z. B. bei den Tüpfeln der dicken Haut der Stammzelle von Dasycladus clavaeformis, da ist es auch für die directe Beobachtung deutlich genug.

In vielen Fällen lassen die Schichten der Zellhaut sich leicht von einander trennen. Häufig erfolgt solche Trennung in Bastzellen von Palmen, von Cinchonen, wenn mit einem wenig scharfen Messer Querschnitte hergestellt werden. Quetschung von Zellen mit nicht allzu spröder Wand hat den nämlichen Erfolg. Die sehr zahlreichen (bis zu 50) Schichten der Haut von Bastzellen aus der Rinde von Cinchona Calisaya Wedd. lassen sich aus der querdurchschnittenen Zelle mittelst starken plötzlichen Druckes auf das Deckglas auseinander hervorschieben, wie die Röhrenstücke eines Taschenfernrohrs, wenn die Zelle zuvor durch Maceration in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, und nachherige Behandlung mit Aetzammoniak ihrer Sprödigkeit beraubt wurde. Ebenso die wenigen dicken Schichten der Bastzellen von Iriartea exorhiza [9]).

Eine Abweichung von dem mit der Innenfläche der Zellmembran concentrischen Verlaufe bieten die Lamellen der Zellhäute (vermuthlich nur der getrocknet gewesenen) einiger gross-

1) Meyen, Fortschritte der Anatomie, Harlem 1836, p. 300, Tf. 7b, f. 7, 8.
2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 8. 3) Meyen, Physiologie, Tf. 1, f. 8, 9.
4) Schacht, Pflanzenzelle, Tf. 9, f. 18 (auf der Tf. irrig 13), 19.
5) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, Tf. 2, f. 17. 6) a. a. O. f. 22, 23.
7) Lantzius-Beninga in N. A. A. C. L. 22, 2, Tf. 58, f. 9.
8) Schleiden, Grundz. 2. Aufl. Tf. 1, f. 18—20.
9) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1858, p. 33.

zelliger Confervaceen. Die zahlreichen, etwa 30 Schichten der Membranen von Chaetomorpha Melagonium Kütz. zeigen auf dem Querdurchschnitt trockener oder in Alkohol aufbewahrt gewesener Zellen an bestimmten Stellen wellenförmige Einbiegungen, an welchen sämmtliche Schichten ziemlich gleichmässig Theil nehmen. In der Ansicht von der Fläche geben diese Einbiegungen das Bild erhabener Fasern, indem in der Längsrichtung der Zelle dieselben eine stetig verlaufende, nach Innen vorspringende meist tangentalschiefe Falte bilden. Aehnlich verhält sich Cladophora hospita, bei welcher die Falten ein mannichfach verästeltes Netz darstellen und im Ganzen genommen in einer nach rechts aufsteigenden Schraubenlinie liegen[1]. Ob diese Faltungen der Schichten auch in der Haut der lebendigen Zelle vorkommen, ob sie nicht in Folge von Wasserentziehung gebildet werden, ist noch nicht untersucht. An den wenig zahlreichen lebenden Zellen von Ch. Melagonium, welche mir zu Gebote standen, sah ich sie nicht.

Wo immer das erste Auftreten geschichteten Baues einer pflanzlichen Zellmembran oder Membranschicht der Beobachtung zugänglich ist, da zeigt sich der Beginn der lamellosen Structur als das Erscheinen einer minder dichten, minder stark lichtbrechenden Mittellamelle der Membran inmitten zweier, zunächst gleichartig sich verhaltenden, dichteren Blättern derselben Membran oder Membranschicht, von denen die eine die Innenfläche, die andere die Aussenfläche derselben Haut bildet. Eine wasserreichere Lamelle schiebt sich zwischen zwei wasserärmere ein: in diese letzteren spaltet sich, bildlich zu reden, die Membran; eine weichere, schwächer lichtbrechende Lamelle zwischen sie einlagernd. So in den Zweigspitzen von Cladophora glomerata (S. 194), in den Blättern von Dasycladus clavaeformis. In sehr vielen Fällen bleibt ein ähnliches Verhältniss dauernd bestehen. Die fertige Membran besteht aus drei Schichten, einer dichten äusseren, einer minder dichten mittleren, einer dichteren innersten. So in weiter Verbreitung bei den Holzzellen der Dikotyledonen und Coniferen. An den dünnsten Stellen der Zellhaut, den Endflächen der Tüpfel, keilt dann die mittlere Lamelle sich vollständig aus; die innere und die äussere treten zu einer einzigen zusammen. Diese Bewandtniss hat es mit der die Tüpfelhöfe der Coniferen auskleidenden, angeblich besonderen »Haut«[2]. — Die Gleichartigkeit der dichteren Lamellen, zwischen welche eine Lamelle minderer Dichtigkeit sich einschiebt, ist in sehr vielen Zellen mit geschichteter Wand nur von kurzer Dauer. Die äussere Lamelle zeigt weiterhin ein Lichtbrechungsvermögen, eine Quellungsfähigkeit, mikrochemische Reactionen, welche von denen der innersten abweichen und unter Umständen tritt diese Modification der Eigenschaften sehr früh ein.

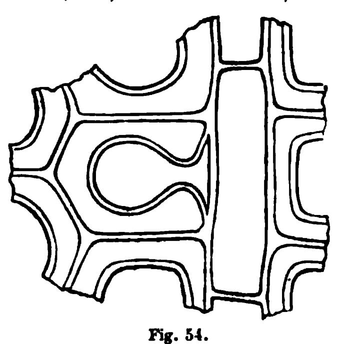

Fig. 54.

Fig. 54. Querdurchschnitt einer, an einen Markstrahl angränzenden Holzzelle von Pinus silvestris mit behöftem Tüpfel. Die Mittellamelle der dicken Membran der Holzzelle keilt sich gegen die Endfläche des Tüpfels völlig aus: so dass dieser gegen die Markstrahlenzelle hin von der nicht in Lamellen gesonderten Membran begränzt wird, zu welcher diese und die äusserste Schicht der Holzzellenmembran zusammengetreten sind; im Uebrigen durch die innerste Lamelle der Holzzellenmembran.

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 756.

2) Schacht, Pflanzenzelle, p. 190. Kritik dieser Anschauung und richtige Deutung des in unserer Figur dargestellten Verhältnisses bei Sanio in Bot. Zeit. 1860, p. 198.

beinahe gleichzeitig mit dem Erscheinen der eingeschalteten Lamelle; so bei den Holzzellen der Coniferen. Anderwärts wird die Beschaffenheit der Mittellamelle zeitig schon dahin geändert, dass sie bei abweichender mikrochemischer Reaction ähnliches Lichtbrechungsvermögen erhält wie die innerste; so in den meisten dickwandigen Epidermiszellen. Die ersten Entwickelungszustände zeigen aber auch hier die mittlere der drei Schichten der Zellhaut als die wasserreiche. — Wo bei dem ersten Sichtbarwerden des geschichteten Baues gleichzeitig eine grosse Zahl von Lamellen sich zeigt, da sind es stets dichtere Lamellen, welche die äusserste und die innerste Schicht der Membran darstellen, die wasserreichen sind zwischen stärker lichtbrechende eingeschlossen.

§ 28.

Differenzirung des Wassergehalts der Zellmembran parallel der Fläche derselben (Streifung und Areolenbildung).

Bei vorrückender Ausbildung tritt in der Membran pflanzlicher Zellen vielfach auch in Richtung der Fläche eine Sonderung in neben einander liegende Stellen stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens, grösserer und geringerer Dichtigkeit, höheren oder niederen Wassergehalts hervor. Viele Membranen erscheinen, von der Fläche gesehen, von parallelen Streifen durchzogen. Die Streifen sind abwechselnd geordnete, stärker und schwächer lichtbrechende Stellen der gleichmässig dicken Zellhaut. Oft sind zwei, in einigen Fällen drei, selbst vier sich kreuzende Systeme solcher Streifen vorhanden, so dass die Zellhaut ein schachbretartiges Ansehen erhält. Bei deutlichster Ausbildung dieser Verhältnisse ist die nähere Beschaffenheit dieser Streifung der Zellmembran direct mikroskopisch kenntlich. »Die Membran besteht aus kleinen Quadraten oder Rhomben, welche durch drei und vielleicht vier verschiedene Grade des Wassergehalts von einander unterschieden sind. Die dichtesten (wasserärmsten) Felder entsprechen den Kreuzungsstellen der dichten, die weichsten (wasserreichsten) den Kreuzungsstellen der weichsten Streifen, während die Kreuzungen der weichen und dichten Streifen einen oder zwei mittlere Grade des Wassergehalts darstellen«[1]. Bei Austrocknung der Zellhaut wird dieser feine Bau derselben undeutlich, oder er verschwindet. Nach Wiederdurchfeuchtung tritt er aufs Neue hervor, wenn auch häufig nicht so deutlich wie in der lebendigen Zellmembran. Zellhäute, welche in Wasser nur Spuren desselben zeigen, und solche die in Wasser völlig homogen erscheinen, lassen jene Structur bei Anwendung energischer wirkender Quellungsmittel hervortreten, wie z. B. nach Behandlung mit einem Gemenge aus chlorsaurem Kali und Salpetersäure, mit Schwefelsäure, mit Kupferoxydammoniak. In ähnlicher Weise wirkt eine starke Quetschung. Die Zunahme der Deutlichkeit einer, schon im wasserhaltigen Zustande wahrnehmbaren Streifung einer Membran bei weiterem Aufquellen beruht auf einer Zunahme der Breite der minder dichten Streifen. Das Gleiche gilt von der Einwirkung der Quetschung. Beides lässt sich durch die directe Beobachtung besonders stark aufquellender Zellwände zeigen, z. B. dem der Epidermis der Theilfrüchte von

1) Nägeli, Sitzungsber. bayer. Akad. 1862, 8. März.

Salvia Horminum. Auch das Hervortreten der Streifung in einer zuvor homogen erschienenen Membran nach Quellung oder Quetschung muss auf dieselbe nächste Ursache zurückgeführt werden. Nicht allein fordert die Analogie diese Schlussfolgerung, sie ergiebt sich auch daraus, dass vom Beginn des Sichtbarwerdens die Streifung an bei fortdauernder Quellung oder Pressung die minder lichtbrechenden Streifen rasch sehr beträchtlich breiter werden, die stärker lichtbrechenden dagegen langsamer, und oft in einem geringeren, selbst unmerklichem Grade.

Die Differenzirung der Zellhaut in Richtung der Fläche zu Parthieen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts tritt mit besonderer Deutlichkeit an den Membranen der Erweiterungsstellen von solchen milchsaftführenden Bastzellen von Apocyneen, insbesondere der Vinca minor hervor, welche, bei beträchtlicher Länge, aus einer Reihe blasenförmiger meist langgezogener Erweiterungen, verbunden durch sehr enge cylindrische Einschnürungen bestehen, dafern diese Zellen im noch jugendlichen, dünnwandigen Zustande untersucht werden. Diese Membranen zeigen, wie längst bekannt[1]) zwei Systeme zur Längsachse der Zelle entgegengesetzt, und in spitzen, unter sich etwas verschiedenen Winkeln geneigter Streifen, deren eines, das steilere gegen die Längsachse minder geneigte, deutlicher in die Augen fällt. So betrug z. B. der Neigungswinkel zur Längsachse der Zelle des deutlicheren Streifensystems 12° 30′, des undeutlicheren 21°; und in einigen anderen Fällen 14° und 21°. In engeren Erweiterungen steigen die Streifen steiler an als in den weiteren. Auf der Wand der Verengerungen der Bastzellen wird ihr Verlauf der Zellenachse fast parallel und schwer kenntlich. Die Anwendung der stärksten Immersionsobjective lässt erkennen, dass die Streifen durchaus in einer Ebene liegen. Zwar wird in vielen Fällen bei Senkung der Mikroskoplinse das Streifensystem augenfälliger, welches dem bei höherem Stande der Linse deutlicher hervortretenden gegenläufig ist. Daraus folgt aber nicht, dass die Streifensysteme in verschiedenen Ebenen, verschiedenen Schichten der Membran liegen (statt weiterer Erörterung verweise ich auf die Darlegung des völlig analogen Falles der Streifung der Schale von Pleurosigma angulatum in Nägeli und Schwendner, Das Mikroskop, 1, p. 186). Dieser scheinbare Unterschied des Niveaus der beiderlei Streifen tritt um so mehr zurück, je vollkommenere Objective angewendet werden. Es sind somit in der Zellhaut rautenförmige Stellen stärksten Lichtbrechungsvermögens vorhanden, welche durch bandförmige Streifen schwächer lichtbrechender Membransubstanz umgränzt und von einander getrennt werden. Diese Streifen sind nicht continuirlich von gleicher Differenz mit den rautenförmigen Stellen. Da wo sie einander schneiden, sind sie noch schwächer lichtbrechend, als zwischen je zwei stark lichtbrechenden rautenförmigen Stellen. Und die Streifen des deutlicher hervortretenden Systems differiren in der Lichtbrechung überhaupt stärker von den rautenförmigen Parthieen, als die des anderen Systems. Die Zellwand besteht also, der Fläche nach, sichtlich aus im Allgemeinen rautenförmigen Stellen von viererlei verschiedenem Lichtbrechungsvermögen. Die grössten, stärkstlichtbrechenden sind an den Ecken von vier Stellen geringster Lichtbrechung, an zwei gegenüberliegenden Seiten von Stellen etwas stärkeren, an den zwei anderen gegenüberliegenden Seiten von Stellen noch stärkeren Lichtbrechungsvermögens umgeben, welche letzteren aber immer noch weit mehr von dem mittleren Rhombus differiren als von den schwächst lichtbrechenden Theilen der ihn umgebenden Systeme. Die wasserhaltigeren rhombischen Areolen sind oft an verschiedenen Stellen derselben Zellhaut von beträchtlich verschiedener Grösse. Besonders umfangreiche sind reihenweise aneinander geordnet, so dass breitere, minder lichtbrechende Streifen, meist in ziemlich regelmässigen Entfernungen von einander, in der Zellwand verlaufen. — Nicht selten erscheint die Haut solcher Bastzellen auch auf dem optischen Längsdurchschnitte radial gestreift. Dies Verhältniss ist ganz Regel für solche Bastzellen der Vinca minor, deren Gestalt eine Mittelform zwischen den örtlich aufgebläheten, zwischen den Erweiterungen stark verengten, und den spindelförmigen gemeinen Bastzellen ist. Die Zellhaut ist durch auf ihren Flä-

1) v. Mohl, Erläuter. u. Vertheid., Tüb. 1836, p. 28.

chen senkrechte stärker lichtbrechende breitere, und schwächer lichtbrechende schmälere Streifen durchsetzt. Die Breite jener beträgt im Maximum 2 M.Mill., die dieser 0,5 M.Mill. Die Differenz der Stellen verschiedener Lichtbrechung ist in einer dünnen äussersten Lamelle der Zellhaut geringer, als in der inneren Hauptmasse derselben. Man überzeugt sich leicht und zur vollen Evidenz davon, dass die radialen Streifen geringeren Lichtbrechungsvermögens in die schwächer lichtbrechenden Streifen der Fläche sich verfolgen lassen, dass jene also Profilansichten dieser sind; wie auch davon, dass die stark lichtbrechenden radialen Streifen den von der Fläche sichtbaren Rhomben stärksten Lichtbrechungsvermögens entsprechen. — Diese Structur der Zellhaut beruht auf differentem Wassergehalt verschiedener Stellen. Denn sie ist am deutlichsten an frisch aus der lebenden Pflanze genommenen Zellen. Zusatz concentrirter Lösungen von Zucker oder Glycerin macht sie undeutlicher; Auswaschen mit absolutem Alkohol in noch höherem Grade, so dass meist das eine Streifensystem der Beobachtung entschwindet. Noch mehr tritt die Streifung zurück, wenn die Zellen völlig austrocknen und innerhalb einer Luftschicht beobachtet werden: in diesem Falle verschwindet die Streifung bisweilen völlig an Zellen, welche befeuchtet sie aufs Deutlichste zeigen. In anderen Fällen tritt sie dagegen deutlicher hervor, als in Alkohol, wie es scheint, dadurch, dass in den wasserhaltigsten Stellen Zerreissungsspalten auftreten. — Erhöht man den Flüssigkeitsgehalt der dichtesten Stellen der Membran durch Anwendung eines energisch wirkenden Quellungsmittels, z. B. die Kalilauge, so wird die Streifung gleichfalls undeutlich: Bei vorrückender Ausbildung und Wandverdickung dieser Zellen bildet sich in den inneren Schichten diejenige Streifung stärker aus, welche minder steil ansteigt als die hervortretendste Streifung in den älteren äusseren Schichten. In Folge davon erscheinen bei mittlerer Vergrösserung die innern Lamellen der Haut den äusseren gegenläufig gestreift.

Weit minder deutlich ist die Streifung der spindelförmigen, dickwandigen, nicht stellenweise erweiterten Bastzellen von Vinca. Gemeinhin ist nur ein Streifensystem deutlich ausgebildet, und sehr häufig ist die leicht sichtbare Streifung in den äusseren Lamellen der Zelle derjenigen gegenläufig, welche in den innern Lamellen derselben Zelle hervortritt. Dass hier in der That in verschiedener Tiefe der Zellhaut verschieden geneigte Streifung vorhanden ist, wird dadurch unzweifelhaft, dass manchmal auch neben jeder der deutlich hervortretenden Streifungen ein zweites Streifensystem schwach sichtbar ist. Dieses ist dann in den inneren Schichten stets um Vieles steiler als das ihm gleichwandige der äusseren Schicht, und umgekehrt.

In der jungen secundären Rinde der knollenförmigen Anschwellungen der Wurzeln von Phlomis tuberosa verlaufen Bündel mässig langgestreckter, dünnwandiger prosenchymatischer Zellen, den Bastzellenbündeln der Laubhölzer entsprechend. Die Wand dieser Zellen zeigt eine Differenzirung in Stellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens von Rechteckform. Quadratische Stellen stärkster Lichtbrechung sind eingefasst von schmaloblongen, bandförmigen Stellen minderer Dichtigkeit, welche Systeme sich rechtwinklig kreuzender Parallelstreifen darstellen. Die Neigung derselben gegen die Zellenachse ist verschiedenartig; sie schwankt für die steileren Parallelstreifen zwischen 10° und 40°. Eine ähnliche Structur ist in den Zellmembranen der jene Zellenbündel begleitenden Gewebemassen aus secundärem Rindenparenchym zu erkennen, bald sehr deutlich, bald nur andeutungsweise. An diesen Rindenparenchymzellen namentlich lässt sich die Ueberzeugung gewinnen, dass die quadratischen dichteren Stellen auch auf der Durchschnittsansicht der Zellhaut als Stellen stärkeren Lichtbrechungsvermögens hervortreten, die von den dazwischen eingeschalteten Stellen schwächeren Lichtbrechungsvermögens nur durch grössere Dichtigkeit, aber nicht durch grössere Dicke der Zellhaut sich unterscheiden. Die Länge einer der Seiten der dichteren Stellen fand ich 1 bis 1,9 M.Mill.; die Breite der minder dichten 2 bis 2,4 M.Mill.

Einen sehr hohen Grad der Differenzirung zu Areolen sehr verschiedener Dichtigkeit und sehr verschiedenen Lichtbrechungsvermögens erlangt die äussere Membran, die Exine, vieler Pollenkörner und die gleiche Membran mancher Sporen. Sehr junge Pollenkörner und Sporen zeigen durchgehends gleiches Lichtbrechungsvermögen dieser Membran; und häufig auch gleich-

mässige Dicke derselben. So z. B. die jungen Pollenzellen von Althaea rosea, Lavatera trimestris, Passiflora coerulea, Viscum album, die jungen Makrosporen von Selaginella hortorum, Pilularia globulifera, Salvinia natans. Die Membranen sind gleichmässig durchscheinend, ihre Aussenflächen glatt. Mit vorrückender Ausbildung tritt in Richtung der Flächen eine Scheidung in Stellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ein. Zunächst meist in grossem Maassstabe: relativ umfangreiche, minder lichtbrechende, polygonale oder rundliche Stellen der Membran sind von band- oder streifenförmigen dichteren Theilen der Membran umschlossen, so dass letztere ein Netzwerk bilden, — oder stäbchenförmige, auf der Membranfläche senkrecht stehende Parthieen dichterer Substanz sind der minder dichten eingelagert. In beiden Fällen sind es die dichteren Stellen, welche vorzugsweise (centrifugal) in die Dicke wachsen. Die dichteren Streifen entwickeln sich zu über die Aussenfläche der Membran vorragenden Leisten: so z. B. am Pollen der Passifloren, Lilien, den Sporen von Selaginella hortorum; — die dichteren Areolen zu Spitzen, so u. A. am Pollen von Malvaceen, von Cucurbita, von Astrapaea, von Pharbitis hispida. Ist das centrifugale Dickenwachsthum der Membran sehr beträchtlich, so können sich in der Richtung senkrecht auf die Membranfläche mehrere von einem Maschenwerk dichter Platten umschlossene Räume minder dichter Substanz hinter einander ausbilden: so an den Makrosporen von Salvinia und Pilularia, deren Exosporium einen auf den ersten Blick zelligen Bau zeigt[1]). — Innerhalb der in solcher Weise differenzirten umfangreicheren Stellen verschiedener Dichtigkeit tritt häufig noch eine weitere Sonderung in sehr kleine Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens ein. Insbesondere gilt dies von den minder dichten Parthieen der Membran. Auch Pollenkörner und Sporen, welche jener Differenzirung der äusseren Membran in grössere Parthieen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens entbehren, erfahren bei Herannahen der Reife die Sonderung in sehr kleine Areolen auffallend verschiedener Dichtigkeit. Die zuvor glasähnlich durchsichtige Membran wird mehr und mehr opak, in Folge der Juxtaposition von sehr kleinen Theilchen, welche das durchfallende Licht höchst verschieden brechen. — Dass diese verschiedenartige Lichtbrechung auch hier auf verschiedenem Wassergehalte beruht, geht aus folgenden Thatsachen hervor. Die Exine von durch Quetschung ihres Inhalts entleerten Pollenzellen (z. B. von Mirabilis Jalapa, Viscum album, Pharbitis hispida, Scorzonera hispanica), welche mit ätherischen Oelen durchtränkt ist, erscheint hyalin. Die Differenz der Verwandtschaft der Membransubstanz zu ätherischen Oelen ist in den verschiedenen Areolen der Exine weit minder beträchtlich, als die zu Wasser. Die Unterschiede der Lichtbrechung sind gering. Werden solche Pollenkörner in Wasser gebracht, so imbibirt die Membran allmälig Wasser, während Oel in Tröpfchen ausgeschieden wird. In dem Maasse, als das Wasser in die Exine eindringt, wird sie undurchsichtig. Die minder dichten Theilchen nehmen sehr viel, die dichteren sehr wenig Wasser auf, und so werden innerhalb der Membran eine Menge spiegelnder und Licht ablenkender Flächen gebildet. — An sehr zarten Durchschnitten mancher Pollenhäute ist die Zusammensetzung aus im Allgemeinen prismatischen, auf den Flächen senkrechten Theilchen verschiedenen Brechungsvermögens direct mikroskopisch wahrnehmbar[2]). So bei Malvaceen, bei Geranium, Astrapaea. Die dichteren Parthieen widerstehen energischer der Einwirkung von Schwefelsäure als die minder dichten. Sie lassen sich nach Behandlung von Pollenkörnern mit dieser Säure leichter unterscheiden, unter Umständen selbst durch Quetschung und Rollung isoliren (Fritzsche's Pallisadenkörper)[3]).

Die Areolen geringeren und grösseren Lichtbrechungsvermögens, zu welchen die Zellhaut in Richtung der Fläche sich differenzirt, sind in der Mehrzahl der Fälle so klein, dass ihr Vorhandensein auch bei Anwendung der besten, gegenwärtig zu Gebote stehenden optischen Hülfsmittel nur in dem Auftreten von Streifensystemen auf der von der Fläche gesehenen Zellhaut sichtbar wird; von Systemen unter sich paralleler, sich kreuzender Streifungen von zweier-

1) Als solcher von Schleiden aufgefasst: Grundzüge, 1. Aufl. p. 97; die richtige Deutung ist zuerst von Mettenius gegeben: Beitr. z. Kenntn. d. Rhizokarp. Frankf. 1846, p. 17, 18.

2) Vergl. Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, Tf. 15, f. 5, 8, 16, 18 u. s. w.

3) Fritzsche, üb. den Pollen, Mém. Ac. St. Petersb., Sav. étr. 3, 1837, p. 724.

oder dreierlei Art, welche so dicht einander genähert sind, dass sie nur mit Schwierigkeit gezählt und gemessen werden können. Von diesen Streifungen sind die in der einen Richtung verlaufenden gemeiniglich stärker ausgeprägt, und leichter zu unterscheiden als die der anderen. Der Verlauf der Streifungen folgt dreien verschiedenen Typen. Bei vielen Confervaceen ist die Richtung des einen Streifensystems der Längsachse der Zelle parallel; das andere System kreuzt dieses erstere rechtwinklig. So bei Chaetomorpha crassa und aerea[1]), Cladophora fracta (hier ganz besonders deutlich) und glomerata (bei letzteren leicht zu erkennen an entleerten Mutterzellen ausgeschlüpfter Schwärmsporen)[2]). Die Längsstreifen, welche häufig etwas wellig verlaufen, treten deutlicher hervor, als die queren. Bei einigen Confervaceen treten auch Andeutungen eines dritten, gegen die Zellenachse geneigten Streifensystems hervor[3]). Auch die Zellhäute der Characeen zeigen zwei sich rechtwinklig kreuzende Streifensysteme. Feine, wellige Querstreifen bilden ein Netz breitgezogener Maschen, welche von oft wellig verlaufenden Streifengruppen der Länge nach durchzogen werden[4]). Weit häufiger sind die Streifensysteme gegen die Zellenachse geneigt. Schwach geneigt bei Cladophora hospita[5]). Der Winkel des steileren Streifensystems mit der Zellenachse beträgt 12—27°, der des anderen 69—89°; beide Systeme schneiden sich nicht unter rechten Winkeln, sondern unter solchen von 78—86½°[6]). Die steileren Streifen sind auch hier die stärker hervortretenden. Die Zellwände des farblosen Gewebes zwischen Epidermis und grünem Rindenparenchym der Zweige der Pinus Abies L. sind mit einem Netze aus schmalen rhomboïdischen Maschen gezeichnet. Die beiden Systeme paralleler Streifen kreuzen sich unter Winkeln von 10—20°; die Neigung zur Zellenachse ist variabel[7]). — Die sogenannten Elateren der Equiseten — zwei parallele Schraubenbänder, in welche die Membran der Specialmutterzelle durch Verflüssigung ihnen paralleler, minder verdickter Streifen sich spaltet — sind schräg gestreift, in der Windung des Bandes widersinniger, aber weit steilerer Richtung. An den spatelförmigen Enden des Bandes tritt eine den Rändern desselben parallele Streifung hervor[8]). Bisweilen erkennt man ausser der Schrägstreifung des Bandes eine diese kreuzende, den Seitenrändern parallele zartere Streifung. Die Zellmembranen der Valonia utricularis lassen drei Streifensysteme erkennen. Die stärksten Streifen schneiden die Zellenachse fast rechtwinklig. Die mittleren sind derselben nahezu parallel, sie schneiden die Querstreifen unter Winkeln von 78—83°; die schwächsten haben schiefe Richtung, zu den Querstreifen in Winkeln von 53—58° geneigt. Die Breite der Querstreifen beträgt 1,5—1,6 M.Mill., woraus sich durch Rechnung für die Längsstreifen eine Breite von 1,2—1,4 M.Mill., für die Schrägstreifen eine Breite von 1—1,1 M.Mill. ergiebt: für die schwächst hervortretenden also die geringste Breite. — Aehnlich verhält sich die Zellmembran von Microdictyon Agardhianum Decsne[9]). In der sehr deutlich längs- und quergestreiften Membran der Zellen von Chamaedoris annulata sind bisweilen noch zwei Systeme zarter schiefer sich kreuzenden Streifen zu sehen, eine Erscheinung die ausnahmsweise auch bei Valonia beobachtet wurde. Auch in diesen Fällen ergiebt die directe Messung der deutlichsten, die Berechnung der Breite der minder deutlichen Streifen für jene die grösseren, für diese die geringeren Querdurchmesser. Auf queren Durchschnitten der Zellmembranen von Chamaedoris erscheinen die Längsstreifen mehr oder weniger deutlich als Linien, welche die Schichten rechtwinklig oder schiefwinklig schneiden. In letzterem Falle sieht man noch ein zweites Streifensystem, welches nach der anderen Seite geneigt mit jenem sich kreuzt[10]). Unter den Zellen

---

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 758.
2) Gute Abbildung bei Thuret, Ann. sc. nat. 3. S., 14, Tf. 16, f. 9.
3) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai. 4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 14.
5) v. Mohl a. a. O. p. 758. 6) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.
7) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.
8) Pringsheim in Bot. Zeit. 1853, p. 243, welcher annimmt, die Streifung des Bandes beruhe auf der Umschlagung eines, den spatelförmigen Enden analog gestreiften seitlichen dünneren Anhängsels, des Restes der dünneren Stelle der Zellhaut; — diese Annahme wird durch Betrachtung jüngerer Entwickelungszustände widerlegt.
9) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai. 10) Derselbe a. a. O.

der Pulpa, welche die Samen der Hymenaea coubaril innerhalb der derbwandigen Hülse umschliesst, finden sich solche, welche 1—4 Systeme von Streifen in der Flächenansicht der Wand erkennen lassen; wenn vier, zwei Systeme von Quer- und zwei von Längsstreifen. Die beiden Querstreifensysteme sind sehr zart und ziemlich symmetrisch; jedes ist zur Zellenachse unter 65—75° geneigt. Die Breite eines Streifens beträgt 0,7—1,2 M.Mill. Die Längsstreifen sind zuweilen ebenso fein, zuweilen zwei- bis dreimal stärker. Die zarteren stellen zwei ziemlich symmetrische, gegen die Zellenachse unter 10—20° geneigte Systeme dar. Die breiteren verlaufen stellenweise parallel, sind anderwärts verzweigt, anderwärts gebogen. Vielleicht beruht das Auftreten dieser stärkeren Streifen auf örtlicher Verdickung oder Faltung der Membran[1]). Die Holzzellen von Coniferen und Laubhölzern zeigen sehr allgemeine Andeutungen des Vorhandenseins zweier sich kreuzender Systeme von Schrägstreifen, die an der frischen Zelle nur stellenweise, an den Orten stärkster Ausbildung hervortreten, nach mässigem Aufquellen durch Maceration in chlorsaurem Kali und Salpetersäure aber deutlicher kenntlich werden. Dabei ist es ein bei starker Neigung dieser Streifen zur Zellenachse sehr häufig vorkommendes Verhältniss, dass in der einen Längshälfte der Zelle die Streifen des einen dieser Systeme, in der anderen diejenigen des anderen Systems vorzugsweise oder ausschliesslich bis zu dem Grade ausgebildet sind, dass sie in der nur mit Wasser durchtränkten, oder nur sehr schwach aufgequollenen Zelle wahrgenommen werden können. Die ganze Wand der Zelle erscheint in Folge dieses Umstandes von Ringstreifen durchsetzt: »Querstreifen die meist mehr oder weniger schief, selten rechtwinklig über die horizontal liegende Holzzelle verlaufen. Man sieht dieselben bei jeder Einstellung des Focus von der zugekehrten bis zur abgekehrten Fläche, sowohl in der Mitte als zu beiden Seiten[2])«. Die Ringstreifen sind gegen die Zellenachse stark geneigt, unter Winkeln von 60° bis 85°. In der nämlichen Zelle sind die Neigungswinkel die gleichen, die Ringstreifen unter sich parallele. An frischen Zellen finden sie sich vereinzelt, in beträchtlichen, wechselnden Entfernungen von einander. Bisweilen kommen an derselben Zelle zweierlei entgegengesetzt geneigte, selbst sich kreuzende Ringstreifen vor. Die Neigungswinkel der beiderlei Streifen sind annähernd die gleichen. An stärker aufgequollenen, z. B. mit Schwefelsäure behandelten Zellen erscheint die ganze Zellwand aus zwei Systemen sich kreuzender dichtgedrängter Ringstreifen zusammengesetzt. Im optischen Längsdurchschnitt der Zellwand stellen sich die Ringstreifen als Schrägstreifen dar, welche in beiden Längshälften der Zellhaut die gleiche Neigung zur Zellenachse haben. So z. B. bei Pinus Abies L. und sylvestris. In Holzzellen mit steil ansteigender Streifung verlaufen die Streifen schraubenlinig[3]): mit anderen Worten, es ist dasselbe Streifensystem rings um die Zelle gleichmässig bevorzugt ausgebildet. So in Holzzellen von Pinus Abies L., deren Wandstreifen mit der Zellenachse Winkel von 45° bis 55° bilden. Bisweilen ist noch ein zweites, mit dem ersten sich kreuzendes, weit schwächer ausgebildetes System steiler schraubenliniger Streifen vorhanden. — »Die ring- und die schraubenlinige Streifung kommen bisweilen in derselben Zelle vor, ja selbst auf kürzeren oder längeren Strecken derselben Zelle vereint neben einander. Die Spiralstreifen sind dann auf den zugekehrten Flächen als zwei schief sich kreuzende Liniensysteme, die Ringstreifen dagegen vorzugsweise am Rande, und zwar je nach der Lage der Zelle entweder als ein System von horizontalen, oder als zwei Systeme von sich kreuzenden schiefen Linien sichtbar«[4]). — Es darf hieraus mit Wahrscheinlichkeit erschlossen werden, dass in der Membran der Holzzellen vier Systeme sich kreuzender Streifen von abwechselnd dichterer und minder dichter Substanz vorhanden seien, wobei die dichtesten Areolen in quincuncialer Anordnung stehen würden. — Alle Holzzellen erscheinen auf dem Querschnitt, nach Aufquellung, in den gequollenen Schichten ihrer Membran radial gestreift[5]). Die Streifen verlaufen an den ebenen Seiten der Zellen meistens parallel, an den Ecken und gebogenen Seiten divergiren sie und werden nach aussen zahlreicher. An besonders deutlichen Objecten sieht man, dass sie nach Aussen hin sich verzweigen, indem ein Streifen in 2—5 sich theilt. Sie

1) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.
2) Derselbe, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 9. Juli.
3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 326. 4) Nägeli a. a. O. 5) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 335.

sind abwechselnd heller und dunkler, indem sie aus dichterer und minder dichter Masse bestehen. Auch die schwieriger aufquellenden Lamellen der Membran — bei vielen die innerste, bei allen die äusserste Lamelle der Zellhaut — zeigen auf dem Durchschnitt nach kräftiger Einwirkung energischer Quellungsmittel Gliederung: sie lösen sich in Reihen dichtgedrängter, sehr kleiner dichterer Knötchen auf[1]. Somit giebt die Differenzirung der Zellmembran zu Stellen verschiedener Dichtigkeit auch in der Durchschnittsansicht sich zu erkennen.

Auch auf den verdickten Wandstellen, bisweilen selbst auf den nicht verdickten, von Gefässzellen ist nicht selten ein System, oder sind zwei sich kreuzende Systeme von Schrägstreifen kenntlich. So schon in Wasser auf den Treppengefässen von Cyathea dealbata, den getüpfelten Gefässen von Viburnum Lantana, der Wurzel von Populus dilatata, des Stammes von Hakea pectinata; — und nach Aufquellen in Schwefelsäure auch an den abrollbaren sog. Spiralfasern des Blüthenschafts von Hyacinthus orientalis, die dann im Profil eine ähnliche Auflösung zu Reihen von Körnchen darbieten, wie die dichteste äusserste Lamelle der Holzzellenmembranen. — Auch die Höfe der Poren von Coniferen (Pinus sylvestris und Abies L.) lassen eine, in Bezug auf den Porus radiale Streifung erkennen. Ebenso sind die Wände der behöften Porenkanäle von Robinia Pseudacacia gestreift, und es tritt die Differenzirung in dichtere und minder dichte Stellen sowohl in der Flächen- als in der Durchschnittsansicht hervor[2]. Aehnliche Streifungen, wie die besprochenen Holzzellen, zeigen viele Bastzellen. Nur dass die Streifung auf der Durchschnittsansicht der Wand kaum andeutungsweise sichtbar ist. Frische, aus vegetirenden Stängeln genommene Bastzellen von Linum usitatissimum zeigen mir in der Regel eine steil rechtsumläufige, seltener linksumläufige Parallelstreifung der Wand. Bisweilen sieht man Andeutungen eines entgegengesetzt geneigten Systems von Parallelstreifen, welches das deutlich hervortretende unter Winkeln von 10—15° schneidet. Ausserdem finden sich hier und da in der Zellhaut vereinzelte, schräge Streifen minder dichter Substanz, gegen die Zellenachse in Winkeln von 45°—80° geneigt. Sie verlaufen häufig nur über eine Hälfte der Zellwand, stellen selten ein kurzes Schraubenband von 1½—2 Windungen dar; öfters aber schräge Ringe, indem der Streifen eine, von zwei zur Zellenachse geneigten Parallelebenen begränzte Zone einnimmt. Schräge Ringe entgegengesetzter Neigung finden sich nicht selten an verschiedenen Stellen einer und derselben Zelle. Das Vorkommen dieser wenig steilen Streifen ist kein häufiges. Viele Bastzellen entbehren ihrer gänzlich. Sie finden sich vorzugsweise an Stellen, welche bei der Präparation der Zellen Dehnung und Zerrung erlitten; vielleicht ausschliesslich an solchen[3]. — Die Bastzellen der Chinarinde lassen eine wenig starke schraubenlinige Streifung der äusseren Membranschichten, eine weit steilere, jener oft gegenwendige der inneren Schichten erst nach stärkerem Aufquellen in Schwefelsäure völlig deutlich erkennen. Bisweilen zeigt sich eine schwächer ausgeprägte, jene Streifensysteme kreuzende Streifung in den nämlichen Lamellen. Auch Ringstreifen kommen vor, sowohl solche gleicher Neigung als gekreuzte. Aehnlich die Bastzellen von Cannabis sativa[4]. Besonders deutlich ist die parallele schraubenlinige Streifung, oft in zwei sich kreuzenden Systemen ausgebildet, in den Membranen der dünnwandigen, langen, unverzweigten Bastzellen der Rinde von der Weisstanne (Pinus Picea L.). — Das Auftreten der Streifung auf Zellmembranen, welche frisch unter Wasser mit unsern optischen Hülfsmitteln von der Fläche betrachtet homogen erscheinen, nach Behandlung mit Quellungsmitteln, die stärker als Wasser die Membransubstanz auflockern, ist ein Vorkommen von weitester Verbreitung. Den Beispielen, welche bei Erörterung der Streifung von Holz- und Bastzellenmembranen angeführt wurden, seien hier noch einige besonders schlagende hinzugefügt. Die Treppengefässe von Pteris aquilina zeigen frisch keine Streifung; nach Maceration in einem kalten Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure sind sie aufs Deutlichste den spaltenförmigen Tüpfeln parallel gestreift. Auf der Membran der Bastzellen von Cinchona calisaya wird nach derselben Maceration eine zarte schräge Streifung deut-

1) Nägeli a. a. O. 2) Derselbe a. a. O.
3) Ausgetrocknet gewesene Linfasern geben ein ganz anderes Bild; siehe weiter unten.
4) Nägeli a. a. O.

lich, welche auf Durchschnitten der trocken gewesenen Rinde nach Durchfeuchtung nur mit Wasser in keiner Weise zu erkennen war. Die Membranen mit Wasser durchfeuchteter trocken gewesener Baumwollenfasern erscheinen von der Fläche gesehen homogen oder doch nur mit Spuren von Streifung. Lässt man sie in verdünnter Schwefelsäure aufquellen, so tritt schraubenlinige Streifung hervor, die bald rechts-, bald linkswendig ist, nicht selten im nämlichen Haare die Richtung wechselt, und in den äusseren Schichten der Wand steiler ansteigt als in den inneren[1]). In vielen Fasern werden zwei sich kreuzende Streifensysteme sichtbar. Aehnlich verhalten sich die Baumwollenhaare im Beginn der Aufquellung bei Behandlung mit Kupferoxydammoniak, nur ist, bei stärkerem Aufquellen, die Differenz der Dichtigkeit der verschieden lichtbrechenden Streifen weit geringer, die Streifung minder deutlich.

Die Zusammensetzung von Membranenschichten aus Areolen verschiedenen Wassergehaltes wird noch anschaulicher in einigen Fällen starker Wasseraufnahme der alternden Zellhäute von wasserbewohnenden niederen, grosszelligen Gewächsen, sowie der Membranen der Specialmutterzellen der Makrosporen einiger Rhizokarpeen nach Ausbildung der Sporen.

Die zu Gallerte aufgequollene äusserste Schicht der Zellhaut grosser Spirogyraarten z. B. Sp. lubrica, orthospira Näg. zeigt auf den optischen Durchschnitt dicht gedrängte, feine quer sie durchsetzende Streifen minder dichter Substanz, die mit Iod sich leicht gelbbraun färben, während die stärker lichtbrechende Substanz zwischen ihnen farblos bleibt[2]). An Zellen, in deren Haut diese Streifen besonders stark ausgebildet sind, erscheint die Membran von der Fläche gesehen mit einem Netze im allgemeinen sechseckiger Areolen überzogen, deren Gränzen jenen minder dichten Streifen entsprechen[2]). Noch deutlicher tritt ein gleichartiger Bau in der kugeligen Umhüllung aus dichter Gallerte hervor, zu welcher die äusserste Schicht der Zellmembran von Didymocladon furcigerus und Staurastrum tumidum aufzuquellen pflegt. Diese Hülle ist aus gestutzten hexagonalen Kugelpyramiden aus dichterer Masse zusammengesetzt, zwischen denen ein Maschenwerk aus minder dichten Platten verlauft.

Die Membranen der zeitig sich vereinzelnden Specialmutterzellen der Mikro- und Makrosporen von Pilularia und Marsilea nehmen an dem, bei den Makrosporen überaus beträchtlichen Wachsthum der eingeschlossenen Fortpflanzungszellen theil; sie quellen dabei beträchtlich auch in die Dicke auf, werden aber bis zur Reife der Sporen nicht aufgelöst. Diese halbweichen Membranen zeigen bei Pilularia globulifera[3]) im ganzen Umfange, bei Marsilea quadrifolia nur an dem Hinterende der Spore, eine mosaikähnliche Zusammensetzung aus Stücken von Form gestutzter schlanker Pyramiden, welche durch Platten aus minder stark lichtbrechender Substanz von einander getrennt sind.

Sehr scharf ausgeprägt zeigt sich die Differenzirung der Membransubstanz zu schraubenlinig um die Achse der Zelle verlaufenden Streifen verschiedener Dichtigkeit in den bei der Reife der Zellenachse parallel excessiv aufquellenden Wänden der Epidermiszellen der Theilfrüchte mancher Labiaten, die Samen einiger Polemoniaceen, Acanthaceen, Cruciferen. Bei reichlicher Wasseraufnahme tritt in derselben eine Sonderung in sehr stark aufquellende und in weit weniger Wasser aufnehmende parallele Schraubenstreifen hervor. Die Differenz der Wasseraufnahme ist so beträchtlich, dass jene zu formloser Gallerte zerfliessen, diese relativ fest bleiben. Die festeren Schraubenstreifen einiger solcher Zellen zerfallen bei fernerer Wasseraufnahme in mehrere Parallelstreifen, indem bandförmige Parthieen ihrer Masse, die zwischen Streifen geringerer Wassercapacität eingelagert sind, bei reichlicher Wasserzufuhr dessen mehr aufnehmen, als die angränzenden, wenig quellungsfähigen Streifen. Diese Spaltung erfolgt in eini-

1) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1865, 9. Juli. 2) A. Braun, Verjüngung, p. 261.
3) Hofmeister, vergl. Unters.

gen Fällen parallel die Zellenachse (Salvia Horminum), in anderen zu ihr senkrecht oder stark geneigt (Teesdalia nudicaulis). — Auf den Flächen der scharf geschiedenen, relativ breiten dichteren und weit minder dichten Schraubenbänder, in welche die Zellhaut sich spaltet, ist häufig noch eine feinere, den Rändern der Bänder parallele Streifung zu beobachten, welche der Streifung der Zellmembranen von Valonia oder Cladophora entspricht. Die mehr oder minder quellenden Bänder sind somit als Gruppen auch in der Richtung senkrecht zur Längsachse des Bandes sehr zahlreicher Areolen wasserreicherer und minder wasserreicher Membransubstanz zu betrachten. Die Zahl der wasserreicheren Areolen überwiegt in den stark gequollenen Streifen und umgekehrt.

Aus den aufquellenden Zellen der Epidermis der Merikarpien vieler Labiaten treten in den einfachsten Fällen die mittleren und innersten Schichten der Zellhaut bei Befruchtung als gekrümmte hohlkegelförmige Gallertschläuche aus den gesprengten äussersten Schichten der Epidermiszellen hervor: als Gallertmassen, welche zwar eine zarte concentrische Schichtung, aber keinen beträchtlichen und beständigen Unterschied der Dichtigkeit zwischen den innersten, mittleren und äussersten Schichten erkennen lassen. Während der Streckung wird der Gallertschlauch um seine Achse gedreht. So bei Ocymum basilicum, Dracocephalum moldavicum. Diese Gallertschläuche sind linksumläufig schraubenlinig gestreift, der Art, dass dichtere und minder dichte Streifen wechseln. Die Breite eines Streifenpaares ist bei Ocymum basilicum 0,6—1,5 M.Mill. Die Streifen verlaufen in den innern Schichten steiler, als in den äussern[1]. Die Streifung ist der Drehung des Schlauches gegenläufig. Die stärkste Ausdehnung der aufquellenden Schläuche ist senkrecht zur Streifung; die Schläuche deshalb stets gedreht. Je weiter das Aufquellen vorschreitet, um so steiler ansteigend wird die Streifung. Die Länge des Gallertschlauches nimmt zu, aber ein absolutes Wachsen des Durchmessers findet nicht statt. Aus diesem Verhältnisse folgt mit Nothwendigkeit, dass die minder dichten Streifen rechtwinklig zur Streifungsrichtung vorwiegend sich ausdehnen. Ein Aufquellen der Wände des Schlauches in der Streifung paralleler und in zur Fläche senkrechter radialer Richtung findet zwar auch statt. Denn der Querdurchmesser des Schlauches verringert sich nicht merklich während des Aufquellens. Aber die Volumenzunahme in diesen letzteren Richtungen ist nicht beträchtlich genug, um die Dicke des Schlauches überhaupt zu steigern. — Complicirtere und noch anschaulichere Verhältnisse walten in den Epidermiszellen der Perikarpien von Salvia, in den Haaren der Früchte von Senecio, in den Zellen der Aussenfläche der Samenschalen der Collomien ab. Die Epidermiszellen der Merikarpien der Salvia Horminum L. sind von gestreckt prismatischer Form, relativ länger gegen den Scheitel, kürzer gegen die Basis der Theilfrüchte hin. Bis zu der Zeit, da der im eingeschlossenen Samen befindliche Embryo die erste Anlage der Kotyledonen hervortreibt, zeigen die Wände dieser Epidermiszellen kein ungewöhnliches Quellungsvermögen der dünnen Wände. Von da ab aber verdicken sich die Wände erheblich, im ganzen Umfang der Zelle ziemlich gleichmässig, und die mittleren und inneren Schichten der verdickten Wände quellen mit Wasser stark auf, fast ausschliesslich in longitudinaler, den Seitenflächen der Zelle paralleler Richtung. Auf früheren Zuständen zeigen die Epidermiszellhäute von Merikarpien, die einige Tage lang in absolutem Alkohol gelegen haben, in Alkohol untersucht keine Spur einer Sonderung der inneren Schicht der dicken Wand in verschiedenen Lamellen. Die Schichtung tritt auch nach Wasserzusatz und Aufquellung nicht hervor. Wohl aber wird nach Einwirkung von wenig Wasser im äusseren Theile der sich streckenden Membranschicht eine feine, durch die ganze Dicke der aufquellenden Wandschicht gehende, in der Regel linksumläufige schraubenlinige Streifung sichtbar. Diese Streifung verschwindet wieder, wenn bei Zusatz von vielem Wasser die Aufquellung fortschreitet. Im Vergleich mit späteren Zuständen ist das Aufquellungsvermögen noch gering. Es steigert die Länge der quellenden Schichten auf kaum das Dreifache der ursprünglichen Länge, und sprengt nicht die Cuticula

1) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 9. Juli.

der Zellen; übertrifft in seiner Streckung nicht die Dehnbarkeit der äussersten Schicht der Seitenwände der Epidermiszellen. Auch besteht keine merkliche Differenz des Quellungsvermögens der mittleren und innersten Theile der Wand. Halbreife Merikarpien zeigen schon in absolutem Alkohol eine dreifache Schichtung der Wand und weit deutlicher, als jene jungen Zellen, in wasserhaltigem Alkohol die schraubenlinige Streifung der beiden inneren Wandschichten. Insbesondere ist diese Streifung in der innersten, dichteren dieser Schichten aufs Schärfste als eine Sonderung in zwei parallele Schraubenbänder verschiedener Dichtigkeit ausgeprägt. Wasserzusatz bewirkt ein mehr als doppelt so starkes Aufquellen als zuvor, in dessen Folge die Cuticula gesprengt, ein sich drehender gebogener stumpf endender Hohlcylinder, als ein um seine Achse gedrehter Schlauch aus zu Gallerte aufgequollener Membransubstanz aus der äussersten Lamelle der Zellhaut hervorgetrieben wird, und die innerste Lamelle, durch Quellung und Dehnung des minder dichten schraubenlinigen Streifens, welcher zwischen den Windungen des dichteren verlauft, zu einem dicken linkswendigen Schraubenbande auseinandertritt. Dann zeigt sich, dass der protoplasmatische amylumlose Inhalt der Zelle von noch einer schwach lichtbrechenden Membranschicht dicht umhüllt ist, welche — der zum Schraubenband gespaltenen Membranschicht anhaftend — deren Windungen am weiten Auseinandertreten hindert, soweit sie ihr anliegt[1]). Die stark gequollene zusammenhängende äussere Schicht, wie das Schraubenband erscheinen jetzt noch homogen, selbst nach Anwendung stärker als Wasser wirkender Quellungsmittel, z. B. der Lösung von Iod in Iodkalium. Aber schon wenig weiter vorgerückte Zustände lassen nach solcher Behandlung mehrfache, der Fläche parallele Schichtung jener, und die Spaltung des Bandes durch Einschiebung eines minder dichten Mittelstreifens hervortreten. Oft differiren in solcher Weise die Epidermiszellen der Basis eines Merikarpium von den weiter entwickelten des Gipfels. An völlig reifen Merikarpien sind die Differenzirungen der quellungsfähigen Membranschichten noch hoher gesteigert. Schon bei Zusatz von wenig wasserhaltendem Alkohol erscheint der Gallertschlauch wie die zum Schraubenband zerreissende Lamelle deutlich geschichtet (das letztere in der Weise, dass die innersten Schichten die minder dichten sind), und linksumläufig schraubenlinig gestreift; das Schraubenband in Richtung der Fläche aus zwei dichteren Streifen zusammengesetzt, die durch einen minder dichten Mittelstreif getrennt sind. Bei fortgesetztem Aufquellen lässt jeder dieser dichteren Streifen in seiner Mittellinie wiederum einen minder dichten wahrnehmen. Die Substanz der minder dichten Streifen quillt mehr auf, vertheilt sich dann im umgebenden Wasser, und so zerfällt das Schraubenband in vier parallele schmale schraubenlinige Fasern[2]). — Schon in jüngeren Merikarpien übertrifft das Aufquellen der Wand in longitudinaler Richtung das in transversaler: die Länge der quellenden Schichten nimmt stärker zu, als der Umfang. Dieses Verhältniss steigert sich mit der Ausbildung der Zelle in dem Grade, dass der Gallertschlauch bis auf das Vierzigfache der ursprünglichen Zellenlänge sich streckt, wobei die Streifung der äusseren Schichten, und die Windungen des Schraubenbandes immer steiler werden; seinen Querdurchmesser aber dabei nicht vermehrt. Bei excessiver Streckung nimmt sogar die Dicke des Gallertcylinders ab: eine nothwendige Folge des Ueberwiegens des Aufquellens in zur Längsachse der Zelle paralleler über das in transversaler Richtung. — Aehnlich verhalten sich andere Salviaarten, doch ist bei keiner der darauf untersuchten die zum Schraubenband sich spaltende Schicht so stark in die Dicke entwickelt, wie bei S. Horminum; am stärksten bei S. Aethiopis[3]). Die Schrägstreifung des Gallertschlauches ist bei allen ziemlich deutlich. — Die Wände der cylindrischen Epi-

1) Das Vorhandensein dieser Schicht ist zwar von Nägeli, meiner früheren Angabe gegenüber, in Abrede gestellt worden (Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 9. Juli). Sie ist aber gleichwohl vorhanden, und giebt sich eben durch das im Texte erwähnte Zusammenhalten der Windungen des Schraubenbandes in der Umgebung des protoplasmatischen Zelleninhalts deutlich zu erkennen. — In meiner Abbildung (Ber. Sächs. G. d. W. 1858 T. 1 f. 11) ist in der Lithographie die Schattirung, welche diesen Membrantheil darstellen soll, zu hart ausgefallen.

2) Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, 28; Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Ak. 1864, 9. Juli.

3) Nägeli a. a. O.

dermiszellen reifer Samen von Collomien sind bis zum völligen Verschwinden des Lumens verdickt. Zarte Durchschnitte, in Alkohol untersucht, lassen keine Schichtung wahrnehmen; kaum dass die Aeussersten (freien und seitlichen) Lamellen der Haut durch etwas grössere Dichtigkeit von der übrigen Masse sich unterscheiden. Dagegen ist bei Collomia coccinea eine nicht weit unter der Seitenfläche jeder Zelle gelegene Schicht der Wandsubstanz, von Form eines Cylindermantels, zu zwei parallelen schraubenlinigen rechtsgewundenen Streifen differenzirt, der eine schmälere von der Dichtigkeit der übrigen Wandmasse, der andere dreimal breitere von weit grösserer Dichtigkeit, und geringerer Quellungsfähigkeit. Auf Durchschnitten, deren Dicke erheblich hinter deren querem Durchmesser einer Epidermiszelle zurückbleibt und welche durch die Achse einer solchen Zelle gehen, stellen sich die durchschnittenen Windungen des dichteren Streifens als den Seitengränzen der Zelle parallele Reihen das Licht stärker brechender viereckiger Stellen innerhalb der Wandsubstanz dar. Bei Befeuchtung quillt die Wandsubstanz in dem Mittelpunkte des Samens radialer Richtung stark auf, sich zu einem gekrümmten, linksum sich drehenden Gallertcylinder streckend und die 20—30 Windungen des schwach quellenden dichteren Schraubenstreifens auseinanderziehend. — Bei Collomia heterophylla ist die betreffende Schicht der Wand aus vier parallelen Schraubenstreifen dichterer Substanz zusammengesetzt, welche 4—6 mal schmälere Streifen von Wandmasse zwischen sich einschliessen, deren Dichtigkeit der der übrigen Schichten gleichkommt; im Uebrigen sind die Verhältnisse die nämlichen[1]. Der Gallertcylinder zeigt bisweilen sehr zarte, schwierig wahrzunehmende, rechtsumläufige Schraubenstreifung. Eben solche Streifung kommt auf den Schraubenbändern nach Behandlung mit Schwefelsäure zum Vorschein[2]. — In der quellungsfähigen Wandsubstanz der Epidermiszellen der Samen einiger Cruciferen sind dichtere, wenig Wasser aufnehmende Streifen der Membran in der Art angeordnet, dass sie in Anzahl unter sich parallel zu einem Bande verbunden, schraubenlinig um die Zellenachse (ein im Mittelpunkt der Aussenfläche der Zelle errichtetes Perpendikel) verlaufen, so dass in der verdickten Wand abwechselnd dichtere und minder dichte schmale Streifen, zu einer bandförmigen Platte vereinigt, in sehr wenig steiler Schraubenwindung die Masse der Membran durchziehen, auf der oberen wie auf der unteren Fläche von einer dünnen Platte stark und gleichmässig aufquellender Substanz begleitet. Die Aufquellungsrichtung ist auch hier eine doppelte: senkrecht zur Aussenfläche der Zellen und stark geneigt zu derselben. Am Deutlichsten ist dieses Verhältniss bei Teesdalia nudicaulis. Die freie Aussenwand und die Seitenwände der tafelförmigen, etwa halb so hohen als breiten Zellen sind bis zum beinahe vollständigen Verschwinden des Zellraumes verdickt, von dem nur ein sehr niedriger Theil übrig bleibt, von Form einer planconvexen Linse die mit der Wölbung nach Aussen gewendet ist. Dünne Durchschnitte der Schale reifer Samen in absolutem Alkohol untersucht zeigen eine scharfe Abgränzung der äussersten Lamelle (Cuticula) und der je zwei Zellen gemeinsamen mittleren Platte der Seitengränzen zweier Zellen von der das Licht schwächer brechenden übrigen Masse; in dieser einen undeutlich begränzten Unterschied einer dünnen äusseren von einer mindest dichten breiten innersten Lage. Bei Zusatz von sehr wenig Wasser (z. B. einer concentrirten Glycerin- oder Chlorcalciumlösung) tritt in dem oberen Theile der inneren Schicht der Wand unter schwachem Aufquellen derselben sehr deutliche Schichtung auf. Jede Schicht quillt im Mittelpunkte weit stärker in zur Aussenfläche der Zelle senkrechter Richtung als an den Seiten: die Schichten erscheinen somit als die Profile in einander geschachtelter Kappen, deren äusserste am stärksten gewölbt sind. Die seitlichen äussersten Lamellen der Zellen nehmen zunächst an dieser Dehnung Theil, und so strecken sich die Zellen bis zur fünffachen Höhe der Breite ohne Zerreissung der Cuticula. Bei Zusatz von mehr Wasser tritt aber zunächst diese Zerreissung ein, eine Säule aus Gallerte, scheinbar aus aufeinandergestülpten Glocken bestehend, tritt aus den nicht weiter aufquellenden seitlichen Lamellen der Zellen hervor[3]. In dem Maasse, als sie bei fortdauernder Quellung höher sich er-

1) Hofmeister a. a. O. p. 29. 2) Nägeli a. a. O.

3) Die Existenz dieser glockenähnlichen Schichten wird von Zabel in Abrede gestellt (Bullet. de Moscou 1861, p. 415). Dies kann nur daher rühren, dass Z. nicht das Hervortreten der

hebt, sondern sich aus der bis dahin homogen erschienenen, allmälig in die Quellung eintretenden inneren Parthie der Haut neue Lamellen aus. In den tiefer stehenden Lamellen nimmt das im Mittelpunkte bestehende Uebermaass der Quellung in Richtung der Zellenachse mehr und mehr zu, so dass die unterste Gliederung der Säule die Form eines schlanken stumpfen Kegels erhält. Bei Fortschreiten der Aufquellung wird auf den glockenähnlichen Gliederungen eine feine rechtsumläufige Schrägstreifung sichtbar; dichtere Streifen wechseln mit minder dichten; die Dichtigkeit überhaupt nimmt in jedem einzelnen der glockenähnlichen Abschnitte von unten nach oben hin ab. Weiterhin wird die aufgequollene Membransubstanz grossentheils verflüssigt, die oberen Wölbungen der glockenähnlichen Lamellen gänzlich; im unteren Theile die weicheren Streifen; es bleiben nur die dichteren übrig; und man erkennt nun, dass diese durch die ganze Länge der Säule hindurch zusammenhängende Fasern sind, die in Form einer Locke, in vier (oder mehr, bis sechs) parallelen rechtswandigen Schraubenlinien verlaufen. Daraus geht hervor, dass die scheinbar in einander geschachtelten anscheinenden Glocken nichts sind, als die Durchschnittsansichten der Windungen einer einzigen, zusammenhängenden, auf eine doppelt gekrümmte (paraboloïdische) Fläche spiralig aufgewundenen Membranlamelle, die im Beginn der Aufquellung rascher in Richtung senkrecht zur Aussenfläche der Zelle, späterhin stärker in Richtung ihrer eigenen Fläche an Ausdehnung zunimmt. Die verdickten Epidermiszellwände der Schale sehr junger Samen quellen in geringem Grade, und gleichmässig auf, ohne eine Differenzirung in stärker und schwächer quellende Parallelstreifen zu zeigen. An halbreifen Samen tritt diese Sonderung hervor. Das minder quellende Schraubenband ist zunächst äusserst zart, schmal, nicht in mehrere Parallelbänder zerfallend; die Differenz seines Aufquellens von dem der übrigen Masse nicht beträchtlich. — Aehnliche Verhältnisse bestehen in den Epidermiszellen der Samen von Camelina sativa, nur dass hier auch die dichteren Streifen rasch verflüssigt werden[1].

Mehrere Acanthaceen tragen auf ihren Samen angedrückte Haare, welche stark aufquellende innere Schichten der Wand, und eine nicht quellende äusserste Schicht mit stellenweisen ringförmigen oder schraubenlinigen Vorsprüngen nach innen besitzen. Bei Befruchtung treten die quellenden Schichten als ein Hohlcylinder aus Gallerte mit engem Lumen aus der zerreissenden äusseren Lamelle hervor. Bei Dipteracanthus patulus N. v. E. sah ich an diesem Gallertschlauche Andeutungen eines Baues, der dem von Teesdalia beschriebenen ähnlich ist: eine zarte rechtsumläufige Querstreifung, und zugleich einer Zusammensetzung aus auf eine Kegelfläche aufgewundenen Windungen[2]. Nägeli giebt[3]) für Dipteracanthus ciliatus und für Ruellia strepens einen einfacheren, dem von Ocymum sich annähernden Bau an. Auf die Ansicht des optischen Längsdurchschnitts des Gallertschlauches, von Dipteracanthus patulus (er erscheint schräg gestreift) ist diese Auffassung nicht anwendbar.

In vielen Fällen ist die Differenz der Dichtigkeit der einzelnen Areolen von Zellhäuten so gering, dass die Stellen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens in der Ansicht senkrecht auf die Fläche der (dünnen) Membran nicht gesondert gesehen werden. Wohl aber sind sie auf Durchschnitte der Membran erkennbar, indem dann — bei relativ beträchtlicher Grösse der stärker lichtbrechenden Areolen — dicke Massen der verschieden dichten Substanz verschiedenartig ablenkend auf die durchfallenden Lichtstrahlen einwirken. Die von der Fläche homogen erscheinende Zellmembran zeigt auf dem Durchschnitte eine Abwechselung dichterer und minder dichter Stellen: in gewissen Fällen eine feine, zur Membranfläche rechtwinklige (selten schiefwinkelige) Streifung; in anderen eine Zusammensetzung aus verhältnissmässig breiten dichteren Stellen, welche mit minder dichten abwechseln.

Gallertschläuche aus dünnen Durchschnitten der Samenschale unter dem Mikroskop beobachtete. 1) Hofmeister a. a. O. p. 23. 2) a. a. O. 3) a. a. O.

In den dünnwandigen Gewebeelementen der secundären Rinde aller darauf von mir untersuchten Dikotyledonen besteht eine Differenzirung der Membran in Stellen stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens, welche zwar mit den jetzigen optischen Hülfsmitteln bei Ansicht von der Fläche nicht sichtbar zu machen ist; bei Betrachtung von Durchschnitten der Membran senkrecht auf deren Flächen in durchfallendem Lichte in dem Wechsel hellerer und dunklerer, scharf abgegränzter Stellen der gleich dicken Membran aber deutlich sich zu erkennen giebt. Das Bild ist genau das Gleiche wie dasjenige der Membranendurchschnitte der oben besprochenen Zellen der Phlomis tuberosa, und es erscheint zweifellos, dass diese Zellen der Phlomis, welche auch in der Flächenansicht der Membranen den schachbretartigen Wechsel hellerer und dunklerer Stellen zeigen, das gleiche Verhältniss nur in noch schärferem Contraste der dichteren und minder dichten Parthieen der Haut darbieten. Die Erscheinung ist besonders bequem an tangentalen Durchschnitten der jüngsten, vor Kurzem erst von dem Cambiumringe abgeschiedenen Rinden zu sehen, insofern in dieser Richtung sehr leicht nur eine Zellschicht dicke Lamellen der Gewebe sich isoliren lassen. Ich nenne als Beispiele Robinia Pseudacacia, Betula alba, Quercus pedunculata, Fagus sylvatica, Viburnum Lantana, Paulownia imperialis, Helianthus tuberosus (junge Knolle), Symphytum officinale (unterirdische Stammtheile), Pinus Picea L., Juniperus virginiana. In den Zellen, welche zu Bastzellen sich umwandeln, verschwindet diese Beschaffenheit der Zellmembran sehr bald. Die der in Zellvermehrung begriffenen Cambiumschichte nahen solchen Zellen zeigen schon bei Beginn ihrer Wandverdickung unter den nämlichen Vergrösserungen eine gleichartige Beschaffenheit der Wand, welche in den Nachbarzellen die Zusammensetzung aus verschiedenartig lichtbrechenden Theilen völlig deutlich machen. Dagegen erhält sich jene Beschaffenheit ziemlich lange in den Leitzellen (Siebröhren) der Rinde, und sehr lange in den Zellen des Bastparenchyms (secundären Rindenparenchyms). Auch in den Parenchymzellen des Holzkörpers saftiger knolliger Stämme, z. B. des Helianthus tuberosus, ist eine ähnliche Differenzirung der Membran in dichte und minder dichte Stellen noch längere Zeit nach dem Heraustreten aus dem cambialen Zustande kenntlich. Radiale Streifung der quer durchschnittenen Zellhaut findet sich ferner nicht selten an Parenchymzellen von Monokotyledonen und cambiumlosen Theilen von Dikotyledonen; doch minder beständig und deutlich. So in den Epidermiszellen der Blätter von Hakea gibbosa [1]), im Blattparenchym von Hyacinthus orientalis, Agave americana, Hakea pectinata, und deutlicher in den Epidermiszellen der Blätter der letztgenannten drei, der Frucht der Fedia cornucopiae u. A. [2]). — In dem dickwandig werdenden Theile des Pollenschlauches von Ecbalium agreste, welcher innerhalb des Eykerns verlauft, wird nach Behandlung mit Aetzkali die gleiche Structur sichtbar [3]).

Mechanischer Druck, Quetschung wirkt auf Membranen oder Membranschichten, welche bereits bis zu einem gewissen Grade der Erweichung von Flüssigkeit durchtränkt sind, in ähnlicher Weise, wie die fernere Aufnahme von Quellungsflüssigkeit. Die Quetschung mittelst eines elfenbeinernen Spatels lässt gekreuzte Schrägstreifung an Zellmembranen hervortreten, welche deren zuvor in keiner Weise erkennen liessen. So an dünnwandigen Gewebzellen der Runkelrübe [4]). Die Streifung wird deutlicher, die Zahl der erkennbaren Streifen grösser, die Breite der minder dichteren Streifen beträchtlicher bei den Bast- und Holzzellen sehr vieler Phanerogamen, wenn (bei den spröderen nach vorgängiger Maceration derselben in Salpetersäure und chlorsaurem Kali) das nämliche Verfahren auf sie angewendet wird.

So bei den Bastzellen von Linum usitatissimum, Urtica dioïca, Tecoma radicans, bei den macerirten Holzzellen von Betula alba, Sambucus nigra, Pinus sylvestris, Salisburia adiantifo-

1) v. Mohl in Linnaea, 13, Tf. 16, f. 18, die Streifen sind als Tüpfelkanäle gedeutet.
2) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai.
3) Hofmeister, Entst. d. Embryo, p. 45. 4) Kützing, philos. Bot., p. 275.

lia, Taxodium distichum[1]). Dabei zeigt die Haut in allen ihren Schichten eine Zunahme der Ausdehnung in Richtung der Fläche; die inneren Schichten in stärkerem Grade als die äusseren, so dass jene sich von diesen stellenweise trennen und einen verbogenen Verlauf annehmen. Die Zunahme der Flächenausdehnung giebt auch dadurch sich zu erkennen, dass getüpfelte solche Zellen nach der Quetschung eine Verengerung oder völlige Verschliessung der Tüpfel zeigen. Wird auf macerirte Querschnitte solcher Zellen (z. B. der schwarzfaserigen brasilianischen Palme, muthmaasslich Iriartea exorrhiza[2]), Quetschung geübt, so werden die äusseren und mittleren Schichten in successiv nach Innen vordringenden radialen Rissen gesprengt, und die abgelösten Stücke der äusseren Schichten strecken sich gerade, ähnlich wie bei in Schwefelsäure quellenden Querschnitten von Chinarinden. Zugleich wird auf den Schichten eine radiale Streifung, ein Wechsel dichterer und minder dichter Stellen sichtbar, wie auf quellenden Querschnitten von Holzzellen der Fichte[3]).

Die Erscheinung, dass mit der Austrocknung der Zellhaut die Streifung der Fläche derselben undeutlich wird oder verschwindet, ist eine ganz allgemeine. Die ausgebreitete, getrocknete Zellmembran von Nitella flexilis lässt selbst bei Anwendung der besten optischen Hülfsmittel keine Spur der Gitterzeichnung erkennen, die an der Membran lebender Zellen so deutlich ist. Die scharf gezeichnete Gitterung der Zellhäute von Cladophora fracta verschwindet fast vollständig beim Austrocknen. Die minder dichten Streifen der blasigen Anschwellungen der Bastzellen von Vinca minor werden schmäler und schwieriger zu erkennen bei Behandlung mit absolutem Alkohol, noch schmäler und undeutlicher bei Austrocknung. Wiederbefeuchtung stellt die Deutlichkeit des Bildes nicht wieder her, welches die der lebenden Pflanze frisch entnommenen Bastzellen geben. Eines der schlagendsten Beispiele nach dieser Richtung liefern die Bastzellen des Flachses.

Die an den frischen Zellen sehr deutliche schraubenlinige Streifung (S. 208) ist verschwunden. Bastzellen aus alter Leinwand zeigen hier und da eine Gliederung durch Querlinien (Ringstreifen), welche auf dem Vorhandensein wirklicher Risse beruht. Sie sind an trockenen Bastzellen unter Oel noch deutlicher sichtbar als in Wasser, sind also nicht der Ausdruck verschiedenen Wassergehalts differenter Stellen der Membran »und sind wohl nichts anderes als weiche Ringstreifenlamellen, welche sich in wirkliche Spalten verwandelt haben, sei es in Folge der Austrocknung oder einer anderen mechanischen Ursache.« Die Strecken der Bastzellen zwischen den Rissen zeigen auch nach vollständiger Durchfeuchtung nur Andeutungen von Streifung. Erst nach Aufquellen in Schwefelsäure wird schraubenlinige Streifung und schräge Ringstreifung sichtbar; letztere ist in der Nachbarschaft von Ringrissen diesen meist parallel[4]).

Die Streifung vegetabilischer Zellhäute wurde zuerst durch H. v. Mohl in den Erweiterungen der Bastzellen von Vinca minor erkannt; »ihre Membran ist mit spiralförmigen steil ansteigenden Linien besetzt, und zwar so, dass ein Theil der Linien rechts, ein anderer links gewunden und dadurch die Membran in kleine, rhombenförmige Felder getheilt ist«[5]). Meyen benutzte diese Beobachtung als eine der Stützen der von ihm aufgestellten, wesentlich auf der Untersuchung von Spiralfaserzellen mit sehr schmalen und dicht gedrängten Verdickungsstellen der Wand beruhenden Ansicht: »es sei die Zellmembran aus spiralförmig sich windenden Fasern zusammengesetzt«[6]). Dieser Auffassung Meyen's entgegen hielt v. Mohl sofort den vollkommen schlagenden Einwand, dass die Membran aller solcher Zellen nie in Form von isolirten spiralförmig gewundenen Fasern angetroffen werde, dass vielmehr die Fasern und Streifen

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 773. 2) Vergl. Seemann, Palmen, p. 153.
3) Hofmeister, Berichte Sächs. Ges. d. W. 1858, 35; Tf. 1, f. 17.
4) Nägeli, Sitzungsber. bayer. Akad. 1864, 9. Juli.
5) v. Mohl, Erläut. u. Vertheid. m. Ansicht etc. Tübingen 1836, p. 23.
6) Meyen, Syst. d. Pflanzenphys. 1, p. 45, 112.

stets nur abweichend beschaffene Stellen einer continuirlichen Membran seien[1]). Diesem ungeachtet machte der Entdecker der Streifung der Zellhäute grosszelliger Algen, J. G. Agardh, aufs Neue den Versuch, die Zellmembran als aus »Primitivfasern« verwachsen zu erklären[2]). Darauf legte v. Mohl dar[3]), dass die Streifung dieser Zellhäute nur auf dem Vorkommen von nicht homogenen Stellen in bestimmter Anordnung beruhen könne; eine Anschauung, die er auch auf die gestreiften Bastzellen ausdehnte. Er zeigte zugleich, dass bei mechanischer Zerlegung einer geschichteten Membran in einzelne Lamellen diese sehr leicht in Richtung der Streifen sich falten und dann oft täuschend das Aussehen darbieten, als seien sie in eine Anzahl von Fasern zerrissen, während vorsichtige Ausbreitung der gefalteten Membran ihre vollständige Continuität darthue. Diese Warnung hat nicht gehindert, dass ein Forscher aus dieser scheinbaren Zerfaserung den Aufbau der Zellhäute aus Primitivfasern nochmals zu folgern versuchte[4]). Er suchte seine Ansicht mindestens für die centripetal verdickten Stellen die Zellhaut sogar aus der Entwickelungsgeschichte zu erweisen[5]), ein Nachweis, der zugleich den Beleg für das Dickenwachsthum der Zellhaut durch Apposition geliefert haben würde. — Es ist weder mir, noch anderen Beobachtern trotz vieler darauf verwendeten Arbeit gelungen, die einschlagenden Beobachtungen Crüger's zu wiederholen, und ich bezweifle nicht, dass er in Täuschungen verfiel. — Ihre weitere Ausbildung empfing die Kenntniss dieser Verhältnisse durch die wiederholt citirten Arbeiten Nägeli's.

Die Differenzirung der zuvor homogen erschienenen Membran zu Areolen oder Streifen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens und Wassergehalts ist ein Vorgang, welcher ihrer Differenzirung zu in ähnlicher Weise verschiedenen Lamellen offenbar gleichartig ist. In dieser Analogie nicht minder, als in den S. 192 ff. erörterten Entwickelungsverhältnissen des geschichteten Baues von Zellhäuten ist ein nicht zu übersteigendes Hinderniss der Anschauung begründet, welche in der lamellösen Structur centripetal in die Dicke gewachsener pflanzlicher Membranen den Ausdruck successiver Anlagerung vom Zelleninhalte ausgeschiedener neuer Membranschichten auf die jeweilige Innenfläche der bereits vorhandenen Schichten der Haut erblickt. v. Mohl[6]), der Urheber dieser Anschauung, gelangte zu derselben auf relativ vollberechtigtem Wege durch Betrachtung der fertigen Zustände und durch die Erwägung der Thatsache, dass in sehr vielen Fällen der Raum von Zellen, die ihre Wände verdicken, sehr beträchtlich verengt wird. Seine Darstellung und die auf sie begründete Bezeichnung der äussersten Lamelle geschichteter Zellhäute als der primären Membran, der inneren Lamellen als der secundären, beziehendlich tertiären Membranen, der inneren Lamellensysteme als Verdickungsschichten fand sehr allgemeine Annahme; zum Theil in schroffster Form[7]). Dem entgegen wurde zuerst von Nägeli gezeigt, dass keine Thatsache nöthige, ein Dickenwachsthum der Zellmembranen durch Apposition anzunehmen, dass vielmehr alle bekannten Erscheinungen mit der Unterstellung vereinbar seien: auch das centripetale Dickenwachsthum vegetabilischer Zellhäute erfolge nur durch Intussusception[8]). Im Anschluss an seine S. 190 und 192 reproducirten Gründe, und die ihnen dort angefügten, auf die Entwickelungsgeschichte sich beziehenden Thatsachen sei hier nochmals darauf hingewiesen, dass ein centripetales Dickenwachsthum von Membranen, die mit Zelleninhalt nicht unmittelbar in Berührung stehen, unzweifelhaft beobachtet werden kann (vgl. S. 182).

Es besteht eine deutlich hervortretende Uebereinstimmung zwischen der Anordnung der Areolen verschiedenen Wassergehalts der Zellhaut zu Streifen grösster und geringster Dichtigkeit, und der örtlichen Verdickung der Zellmembran. Die dichteren Stellen der Zellhaut wachsen stärker in die Dicke, als die minder dichten. Solche Theile der Zellhautfläche, in denen die wasserhaltigeren Areolen relativ klein, die minder wasserhaltigen besonders dicht gedrängt sind, nehmen rascher in der Richtung senkrecht zur Membranfläche an Masse zu, als diejenigen Stellen der Haut, in denen die wasserhaltigen Areolen an Grösse die dichte-

1) Ueber den Bau d. vegetab. Zellmembran, Tübingen 1837; — Verm. Schr., p. 321, 32.
2) J. G. Agardh, de cellula vegetabile fibrillis tenuissimis contexta, Lund 1852.
3) Bot. Zeit. 1853, p. 753. 4) Crüger in Bot. Zeit. 1854, p. 57. 5) Bot. Zeit. 1855, p. 601.
6) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 323; Wagner's Handwörterb. 4, p. 176.
7) vgl. z. B. Schacht, Beitr. z. Anatomie, Berlin 1854, p. 236.
8) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 28.

ren weit übertreffen. Die Richtungen band- oder streifenförmiger partieller Verdickungen der Zellhaut fallen zusammen mit denjenigen der hervortretendsten Streifungen derselben.

Beispiele: der Parallelismus der Streifung der dickeren Wandstellen der Treppengefässe von Farrnkräutern mit der Umgränzung der spaltenförmigen Tüpfel derselben; der gleiche Parallelismus bei breiteren Spiralfasern; die Uebereinstimmung der Richtung der Streifung der Wand von Holzzellen mit derjenigen der spaltenförmigen Tüpfel. — Das raschere Dickenwachsthum der stärker lichtbrechenden Areolen oder Streifen einer Zellhaut zeigt sich in den Spiralfaserzellen der Wurzelrinde von Dendrobium nobile, der Haare von Opuntia senilis, den getüpfelten Zellen der secundären Rinde der Wurzelknollen von Phlomis tuberosa. Die Spiralfasern jener erscheinen als dichtere Streifen der jungen Zellhaut, wenn diese auf dem optischen Durchschnitte noch nicht die geringsten Protuberanzen der Innenfläche erkennen lässt. Die Orte, an welchen die weiten Tüpfel dieser sich bilden werden, stellen sich als schwach lichtbrechende Stellen der Zellhaut dar, noch bevor auf (mittelst des Messers erlangten) Durchschnitten ein Unterschied der Dicke der stärker und schwächer lichtbrechenden Stellen erkannt werden kann. — Die Erscheinung, dass fertige Spiral- und Netzfasern aus dichterer, stärker lichtbrechender, schwieriger quellender Substanz bestehen, als die nicht verdickten Stellen der Membran zwischen ihnen, ist eine weit verbreitete, vielleicht allgemeine. Beispiele: Elateren von Jungermannieen, Spiralgefässe von Cucurbita Pepo, Carica Papaya, Tüpfelgefässe von Iriartea exorrhiza.

Die Richtung der hervortretendsten Streifung ist in dickwandigen Zellen nicht die gleiche in allen Schichten der Membran. Sie ist häufig in den peripherischen Lamellen steiler ansteigend, als in den inneren (S. 203); bisweilen in diese der in jenen vorhandenen entgegengesetzt. Offenbar hängt die Aenderung der Verdickungsform der Zellhaut während des fortschreitenden Dickenwachsthums in vielen Fällen von diesem Verhältnisse ab: so die Aenderung des Querschnitts des Tüpfelkanals von einem Kreise zu einer mässig steil ansteigenden Schrägspalte (S. 168), die Kreuzung der schrägspaltenförmigen Erweiterungen desselben Tüpfelkanals, welche in verschiedener Tiefe der Wanddicke liegen, wie sie in den Bastzellen von Caryota urens, den Gefässzellen von Cassytha filiformis vorkommt; so die Gegenläufigkeit der Spiralfaser in den Holzzellen von Taxus baccata, Viburnum Lantana, Cytisus Laburnum u. s. w. gegen die Richtung der spaltenförmigen Einmündungen der behöften Tüpfel in den Zellraum (S. 172). Die Cohäsion der Zellhaut in Richtung ihrer Fläche ist am geringsten den Streifen entlang, welche vorzugsweise aus Areolen geringster Dichtigkeit bestehen. Die Membran zerreisst am leichtesten in der Richtung der stärkst hervortretenden Streifung. Sind zwei sich kreuzende Streifensysteme vorhanden, so ist sie in Richtung der schärfst ausgeprägten Streifung am leichtesten, in der mit dieser sich kreuzenden Richtung nächst leicht zerreisslich[1]. — Viele Membranen, welche mit den zur Zeit zu Gebote stehenden Hülfsmitteln eine Differenzirung der Dichtigkeit in Richtung der Fläche nicht erkennen lassen, zeigen eben so entschieden, wie gestreifte, das Vorhandensein zweier bestimmter Richtungen geringster Cohäsion: ein Verhältniss, aus welchem auch für sie die analoge Differenzirung erschlossen werden muss. So z. B. die Embryosäcke vieler Phanerogamen, die Haare von Mesembryanthemum crystallinum.

Schichtung und Streifung pflanzlicher Zellmembranen von in sich gleichartiger chemischer Zusammensetzung beruhen nach allen Diesem auf verschiedenen Graden der Dichtigkeit, des Wassergehalts verschiedener Stellen der Membran. So sind

---

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, p. 775.

in den völlig ausgebildeten Häuten von Zellen der mannichfaltigsten Art deutlich nachweisbar. Wo sie nicht erkannt werden können, da trägt mit höchster Wahrscheinlichkeit nur die Unvollkommenheit unserer Mikroskope die Schuld. Es liegt kein Grund vor, zu vermuthen, dass der feinere Bau, dessen Ausdruck Schichtung und Streifung sind, irgend einer pflanzlichen Zellhaut mangele. Sei dieses Verhältniss in den eigenen Worten des Forschers nochmals ausgedrückt, der vor Allen es bestimmt erfasst und klar ausgesprochen hat. »Die Zellmembran besteht gleichsam aus drei sich kreuzenden Schichtungen, ähnlich den Blätterdurchgängen der drei fach blätterigen Krystalle. Von denselben überwiegt eine die beiden anderen in der Regel so sehr, dass diese neben ihr beinahe verschwinden; jene wird als Schichtung schlechthin, diese als Streifungen bezeichnet. Während aber bei den Krystallen die Blätterdurchgänge blos die schichtenförmige Anordnung der kleinsten Theilchen anzeigen, so sind die Schichtung und die Streifungen der Membranen nicht nur der Ausdruck für die Anordnung der Substanztheilchen, sondern auch für eine ungleiche Wassereinlagerung, indem immer dichte und weiche Zonen mit einander alterniren[1].«

§ 29.

Imbibition von Flüssigkeiten durch die Zellhaut.

a. Quellung und Schrumpfung bei Wasseraufnahme oder -Abgabe.

Der Wassergehalt pflanzlicher Membranen ist innerhalb bestimmter Gränzen veränderlich. Diese Gränzen sind andere, sowohl für Membranen verschiedener Art, als auch für dieselbe Membran auf verschiedenen Stufen der Entwickelung. Auch zwischen einzelnen Theilen einer und derselben Membran bestehen häufig beträchtliche Differenzen des möglichen Wassergehaltes, des unter gegebenen Umständen erreichbaren Maximum der Wasseraufnahme. Es ist ein allgemeines Vorkommen, dass bei lebenden wie todten Zellhäuten in ihren mindest dichten Theilen Einlagerung und Verlust von Wasser bei reichlicher Wasserzufuhr oder bei Wasserentziehung nicht allein schneller, innerhalb gleicher Zeitabschnitte in relativ grösseren Mengen vor sich gehen als in den dichteren, sondern dass auch die minder dichten Theile absolut grössere Mengen von Wasser aufnehmen und abgeben. Dies gilt von den minder dichten Schichten, wie von den minder dichten Areolen (in Richtung der Membranflächen differenzirten Stellen) derselben Zellhaut. Mit der Wasseraufnahme ist Zunahme des Volumens, mit der Wasserentziehung Abnahme desselben verbunden. Viele der Zellmembranen, welche Schichtung und Streifung, oder eine dieser beiden Differenzirungen zu Stellen verschiedenen Wassergehalts erkennen lassen, zeigen in deutlichster Weise eine Zunahme der Durchmesser, unter Umständen auch eine Zunahme der Zahl der wasserhaltigeren Schichten oder Streifen nach den Richtungen, in welchen die Volumenzunahme beim Aufquellen mit Wasser erfolgt[2]: ein wesentlicher Unterschied der Volumenzunahme der Membranen durch Quellung von derjenigen beim Wachsen; indem bei letzterer die Dichtigkeit der Membran im Ganzen sich nicht vermindert, die Mächtigkeit dichterer Schichten oder Streifen zunimmt. Von den Richtungen der Volumenzunahme aufquellender Membranen ist gemeinhin eine

1) Nägeli in Sitzungsber. Bayer. Akad. 1862, 8. März.
2) Vergleiche die Darlegungen von Aufquellungsvorgängen S. 205 ff.

bevorzugt, oft bis zur Ausschliesslichkeit. Diese bevorzugte Richtung ist häufig in verschiedenen Theilen einer und derselben Membran eine verschiedene, namentlich innerhalb verschiedener Schichten der nämlichen Membran. Insbesondere ist es ein verbreitetes Verhältniss, dass die starker Quellung fähigen peripherischen Lamellen einer geschichteten Membran relativ geringer in tangentaler Richtung aufquellen und einschrumpfen, als die inneren.

. Die Kraft der Anziehung, welche zwischen der trockenen und auch der wenig wasserhaltenden Membransubstanz pflanzlicher Zellen und Wasser besteht, ist eine sehr beträchtliche (vergl. § 32). Sie nimmt mit dem Wachsen der Menge von Imbibitionswasser in den Membranen rasch ab bis zur Erreichung des Sättigungspunktes. Ein zarter Querdurchschnitt eines lufttrockenen Stängels von Polytrichum formosum nimmt z. B. aus einer ziemlich concentrirten Lösung von Glycerin Wasser auf. Er dehnt sich darin aus. Die nämliche Glycerinlösung entzieht den Membranen aus dem Durchschnitte des lebendigen, durchfeuchteten Stängels desselben Mooses Wasser. Ein solcher Schnitt schrumpft, auch wenn seine Dicke geringer ist, als der mittlere Durchmesser einer Zelle senkrecht zur Schnittfläche; wenn sämmtliche Zellhöhlen also durch den Schnitt geöffnet sind. Genauere experimentelle Daten über das Maass der Abnahme fehlen zur Zeit noch. So bedeutend diese Anziehung der beiden Substanzen ist; so wird sie doch durch die Verdunstung des Wassers überboten. Austrocknung vermag den Zellhäuten das Imbibitionswasser vollständig zu entziehen. Der Zusatz zu Wasser von in ihm löslichen Stoffen, welche geringe Affinität zur Substanz der Zellhaut haben, vermindert die Quellungsfähigkeit der Membran. So Zucker, Gummi, viele der neutralen Kali-, Natron- und Kalksalze, Alkohol. Bei entsprechender Concentration vermögen solche Körper die wasserhaltige Zellhaut durch Wasserentziehung zur Volumenverminderung zu bringen. Umgekehrt wirken Stoffe, welche mit der Zellhaut sich leicht verbinden, Quellung fördernd, wenn sie mit Wasser gleichzeitig, als Lösung von bestimmtem Gehalte an die Zellhaut treten: so kaustische Alkalien, stärkere Säuren, gewisse Metallsalze. Diese gesteigerten Quellungen erfolgen ebenso in bevorzugten Richtungen, wie die mit reinem Wasser. Das Maass der Concentration der wasserentziehenden Flüssigkeit ist auf die Wirkung derselben von entscheidendem Einfluss. Eine gesättigte Lösung von Kalilauge z. B. wirkt nicht quellungserregend auf die Membranen der Pollenmutterzellen von Iris pumila; nach Zusatz von mehrerem Wasser aber quellen sie zu Gallerte auf. Viele Zellmembranen, die bei voller Ausbildung stark aufquellen, sind in jugendlichen Zuständen nicht einer so beträchtlichen Wasseraufnahme fähig, als weiterhin.

So die Membranen junger Sporenmutterzellen von Jungermannieen, wie Pellia epiphylla, Jungermannia bicuspidata, Frullania dilatata, die mit Wasser nur wenig aufquellen, so lange sie dünnwandig sind; nach Verdickung ihrer Wände und kurz vor der Vereinzelung von einander aber selbst in ihren äussersten Schichten bei Wasserzusatz rasch zu formloser, dünnflüssiger Gallerte anschwellen[1]). So die quellungsfähigen Zellen der Epidermis der Samen von Collomia, der Theilfrüchte von Salvia Horminum, die im halbreifen Zustande nach Durchfeuchtung nur zu etwa einem Drittel derjenigen Länge aus den nicht quellenden äusseren Schichten der Zellhaut hervortreten, welche an reifen Samen und Früchten die aufquellenden Gallertschläuche erreichen. So endlich die Membran der Specialmutterzelle der Equisetensporen. Unmittelbar nach der Vereinzelung, vor der Sporenbildung sind sie im Wasser keiner merklichen

1 Hofmeister, vergl. Unters., p. 19.

Quellung fähig; später quellen sie sehr stark, in der ganzen Masse, zunächst nach allen Richtungen gleichförmig. Die quellenden Schichten sind in den genannten Fällen in der Jugend sichtlich weicher, wasserreicher, enthalten in derselben Masse weniger feste Substanz als im Zustande grösster Quellungsfähigkeit. Die in gleichem Raume mehr feste Masse enthaltende ältere Membran lagert grössere Mengen Wasser ein, als die minder dichte jüngere Zellwand. Ein wesentlich anderes Verhältniss besteht für die Zellmembranen einiger Gewebe, die mit dem Steigen des Quellungsvermögens aus dem Verbande mit den fortlebenden Theilen der Pflanze ausscheiden, alle Bedeutung für die normalen Verrichtungen derselben verlierend. Die Masse fester Substanz innerhalb gleichen Volumens nimmt hier bei dem Wachsen der Imbibitionsfähigkeit nicht zu. Die hohe Steigerung dieser Fähigkeit tritt plötzlich ein, und schreitet rasch zur völligen Zerstörung der Organisation der Membran vor (wie sich aus der Vernichtung der Anisotropie solcher Zellhäute noch vor Zuführung reichlicher Wassermassen ergiebt; vergl. in § 38 das über das Verhalten der in Traganth- oder Kirschgummi übergehenden Zellmembranen zum polarisirten Lichte gesagte. Besonders deutlich sind diese Verhältnisse an den Membranen derjenigen Mark- und Markstrahlenzellen vieler Arten von Astragalus aus der Untergattung der Tragacanthae, welche sich durch Quellung in Traganthgummi umwandeln. Durchschnitte junger, weniger als einjähriger Stängelglieder des Astr. creticus z. B. zeigen die amylumhaltigen Markzellen von ganz gewöhnlicher Beschaffenheit. Die Membranen sind mässig verdickt, in reinem Wasser nicht quellend. An wenig älteren Theilen des Stammes tritt die Quellungsfähigkeit der Membransubstanz ein, zunächst an einzelnen Stellen im Inneren des Markes, von denen aus die Aenderung um sich greift. Die Zellwände werden dicker, lassen deutlich einen lamellösen Bau erkennen, und schwellen bei Wasserzusatz nach allen Richtungen hin beträchtlich auf. Eine peripherische Schicht von Markzellen, eine oder mehrere der Innenfläche des Holzes angränzende Zellenlagen, bleiben an dieser Veränderung unbetheiligt, die dafür weiterhin auch die Markstrahlen ergreift. — In der lebenden Pflanze ist den quellungsfähig werdenden Membranen unter gewöhnlichen Umständen nur wenig Wasser dargeboten; ihre Volumenzunahme bleibt gering. Während der Regenzeiten der heimischen Standorte aber dringt Feuchtigkeit ins Innere der Stämmchen; der Traganthgummi schwillt, sprengt Holz- und Rindencylinder, und tritt aus Rissen des letzteren in Masse aus[1]). Eine ähnliche Zunahme der Quellungsfähigkeit erfolgt bei dem Herannahen der Reife in den Zellmembranen der inneren Gewebschichten der Fruchtwände der Marsileaceen, im grossen Umfange bei Arten von Marsilea; in kleineren Gewebsmassen bei den Pilularien. Der wurmförmige Gallertkörper, der aus Früchten hervortritt, in welche Wasser eindringt, besteht nicht aus dem Inhalte von Zellen, die mit Wasser zu einer structurlosen Gallerte aufquillt und die Zellen, in denen er liegt, aufbläht[2]); sondern aus den Zellmembranen selbst. Die Untersuchung von Durchschnitten reifer Früchte der Marsilea Drummondii in Alkohol, dem man Wasser zusetzt, zeigt dies sofort. Noch plötzlicher ist die Steigerung der Fähigkeit zur Wasseraufnahme in Zellenwänden solcher Gewebemassen der Stämme von Amygdaleen (Prunus avium, Amygdalus Persica z. B.), welche zu sogenanntem Kirschgummi sich umbilden. In Zellenwänden jüngerer Theile des Holzes, vorwiegend in jungem Holzparenchym, tritt eine Steigerung der Quellung ein, in Folge deren sie zu formloser Gallerte sich umwandeln. Zunächst auf kleinen Räumen, von denen aus die Umbildung der Zellwände zu Gummi rasch um sich greift; auch auf die von Holz- und Gefässzellen sich erstreckend. Die Markstrahlenzellen leisten etwas länger Widerstand, werden endlich aber auch in die Desorganisation hineingezogen. Innerhalb der amorphen Gallerte, welche Hohlräume des Holzes ausfüllt, findet man sehr häufig vereinzelte von der Umgebung gelöste Zellen, anscheinend von ungeänderter Structur, die Tüpfelkanäle noch deutlich zeigend, die Membran nicht aufgequollen (nur in ihrem Verhalten gegen polarisirtes Licht gründlich modificirt, vgl. § 38: ein deutliches Beispiel, wie plötzlich und unvermittelt der Uebergang von Membransubstanz zu Kirschgummi erfolgt). — Auch in der secundären Rinde, und zwar ebenfalls in dem zwischen den Markstrahlen derselben gelegenen Gewebe,

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1857, p. 33. 2) Wie Hanstein angiebt; Pringsh. Jahrb. 4, p. 49.

bilden sich Zellwände zu Gummi um; doch ist dieser Fall der seltenere. Die Berührung des Gummi, welches mehr und mehr anschwellend aus dem Innern des Stammes hervorbrechend die Rinde sprengt, wirkt sichtlich auf die Gewebelemente derselben desorganisirend, sie in Gummi umwandelnd [1]).

Eine Aenderung der chemischen Zusammensetzung, insoweit sie sich auf den Procentgehalt der drei die Membran constituirenden Stoffe C, H und O bezieht, ist in keinem dieser Fälle der Steigerung des Quellungsvermögens nachgewiesen [2]).

Auch das umgekehrte Verhältniss findet sich in der Natur. Viele Zellhäute, die auf einer bestimmten Entwickelungsstufe ein hoch gesteigertes Imbibitionsvermögen für Wasser besitzen, verlieren die Fähigkeit zu starkem Aufquellen mit weiter vorrückendem Alter. So quellen die Equisetenspecialmutterzellen auf einer späteren Stufe der Ausbildung nur noch in tangentaler Richtung auf, beträchtlich sich erweiternd, aber kaum verdickend [3]). Bei noch weiterer Entwickelung erlischt die Quellungsfähigkeit gänzlich in der inneren Schicht, und erhält sich nur in der äusseren. Die Häute der Sporenmutterzellen von Jungermannieen verlieren bei Herannahen der Sporenbildung nach der Vereinzelung, das zuvor excessive Aufquellungsvermögen: besonders deutlich bei Pellia epiphylla im Spätherbst [4]). Die in radialer Richtung sehr beträchtliche Quellung der Membranen der jungen Specialmutterzellen von Anthoceros laevis und punctatus verschwindet nach Anlegung der Sporenhaut.

Quellen bestimmte Schichten oder Streifen von Zellhäuten stärker auf, als andere, so werden dadurch die quellenden Membranen in Spannung versetzt: die mehr Wasser einlagernden, ihr Volumen stärker vergrössernden Theile der Membran sind in ihrem Streben zur Raumzunahme durch die Adhäsion der minder quellenden Theile gehindert; jene gerathen in active, diese in passive Spannung. Die dabei eintretenden Verhältnisse sind aus zwei Gründen in vielen Fällen sehr verwickelte. Viele Membranen lagern in bestimmten Schichten Wassertheilchen zwischen die feste Substanz vorzugsweise in Richtung parallel der Fläche, in anderen Schichten vorzugsweise in zur Fläche senkrechter Richtung ein. In einer der unendlich vielen der Fläche parallelen Richtungen erfolgt das Aufquellen häufig mit vorwiegender Intensität. Aus dem Verhältniss der verschiedenen Quellungsrichtungen zu einander resultirt eine bevorzugte Zunahme der Ausdehnung der Membran entweder in, auf den Zellen-

1) Wigand in Pringsh. Jahrb. 3, p. 118; Trécul in Comptes rendus 1860, p. 621. — Trécul meint, nur im Holzgewebe entstehe Gummi; — dies ist ein Irrthum, der aber entschuldigt werden mag, denn die Bildung des Gummi in der Rinde ist entschieden der seltenere Fall. Er kam mir bei meinen Untersuchungen nur äusserst spärlich vor. Das spröde Gewebe des Holzes wird offenbar viel leichter in Gummi verwandelt, als das biegsame der Rinde. — Wigand's Angaben über den Bau der Rinde bedürfen in zwei wenig wesentlichen Punkten der Berichtigung. Der wellenförmige Verlauf der Rindenmarkstrahlen auf dem Querschnitte, sowie die zusammengedrückten, unregelmässigen Formen der Querschnitte der Zellenhöhlen des Wigand'schen »Hornbasts« sind Artefacte, durch den Druck des Messers auf das biegsame Gewebe bewirkt. Macht man mit sehr scharfem Messer Durchschnitte aus in Alkohol erhärteter Rinde, so zeigt sie den gemeinen Bau der secundären Rinden der Laubhölzer: genau radial verlaufende Markstrahlen, und zwischen je zweien die Ordnung des aus langgestreckten Zellen des Cambium hervorgegangenen Gewebes in wenig regelmässige Querbinden aus dick- und dünnwandigen Elementen, welche Erstere stets rundlichen Querschnitt der Zellhöhlung zeigen.

2) Vergl. Rochleder Phytochemie, p. 249, 254 und 255. »Schleim von Linum, Salvia, Cydonia etc. = $C_{12}H_{10}O_{10}$ Cellulose = $C_{12}H_{10}O_{10}$.«

3) Sanio in Bot. Zeit. 1857, p. 181. 4) Hofmeister, vergl. Unters., p. 19.

mittelpunkt bezogen, radialer oder tangentaler, und wenn in tangentaler in allseitig gleichmässiger oder nach einer Richtung hin überwiegender Richtung. Dazu kommt zweitens noch, dass häufig innere Schichten von Zellmembranen stark in radialer Richtung aufquellen, wenig in tangentaler. Der flüssige Inhalt geschlossener Zellen wird dadurch unter Druck versetzt, der als hydrostatischer allseitig gleichmässig wirkend die Zellhaut im Ganzen in den ihren Flächen parallelen Richtungen ausdehnt. Wird dieser Druck durch Sprengung der Zellmembran aufgehoben, so dehnt sich die innere Membranschicht in radialer Richtung frei aus, während die Membran, elastisch sich zusammenziehend, ihre Fläche verkleinert.

Beträchtliche Quellung mit Wasser der äussersten Membranschichten frei lebender Zellen erfolgt in den meisten Fällen so gut als ausschliesslich in radialer, zur Fläche der Zellhaut senkrechter Richtung, und übt deshalb keinen Einfluss auf die Spannung der inneren Schichten der Zellhaut[1]). Die Erscheinung ist häufig unter einfacher gebauten Algen. Auf seinem Eintreten beruht das Vorkommen der weichen Gallerthülle von Spirogyra nitida und Heerii, von Hyalotheca dessiliens und mucosa, von Didymoprium Grevillii[2]). Die Zellfäden sind allseitig von der, zu scharf begränzter, mit Wasser nicht mischbarer Gallerte aufgequollenen äussersten Schicht der freien Aussenfläche der Membran umgeben. Wird ein Faden zerrissen, und dadurch ein Paar freier Endflächen von Zellen neu hergestellt, so quillt augenblicklich die äusserste Lamelle jeder dieser Endflächen zu Gallerte auf, die allgemeine Hülle ergänzend. Das Verhalten der Gallerthülle als Theil der Zellhaut ist vor Allem deutlich bei der Copulation von Didymoprium Grevillii[3]). Auch die annähernd sphäroïdale Gallerthülle, welche die einzelnen Zellen der Spirotaenien, des Didymocladon furcigerus, des Staurastrum tumidum in der Regel, andere einzellige Staurastren nicht selten umhüllt, besteht aus der aufgequollenen äusseren Schicht der Membran. Beobachtet man die Zelltheilung von Didymocladon unter dem Mikroskope, so kann man das Auftreten der Gallertschicht von dem Moment des Hervortretens der neuen dickeren Dornen an den neu eingeschobenen Zellhälften an verfolgen. Die gleiche Entstehung hat die nach aussen scharf umgränzte Gallertmasse, innerhalb deren die dendritisch verzweigten Zellenfäden der Chaetophoren verlaufen. An jungen, aus Schwärmsporen gekeimten Individuen der Chaetophora pisiformis constatirt man leicht, dass die Gallerthülle zunächst nur die einzelnen Fadenäste umscheidet, und erst nach weiterer Zunahme ihrer Dicke zur Kugel sich rundet. Ferner die Gallertmasse, welcher die Zellen vor Hydrurus eingebettet liegen: es genügt, das Gewebe eines wachsenden Achsenendes des Hydrurus penicillatus Kütz. von der einzigen Endzelle aus rückwärts zu verfolgen, um sich von dem Uebergang der äusseren Schichten der Zellmembranen in die anscheinend structurlose Gallertmasse der älteren Theile zu überzeugen. Als weitere Beispiele sei die sogenannte Intercellularsubstanz des Filzgeflechtes der Gallertflechten wie Collema, Leptogium genannt: gequollene äussere Schichten der Haut der fädlichen Zellen, deutlich als solche zu erkennen, wo das sogenannte Rinden- in das Markgewebe übergeht; — ferner die Gallerte, zu der die äusseren Membranschichten der Haarzellen in den Conceptaculis und den Schleimbeuteln der Fucaceen aufquellen; — der Spermatien einschliessende Schleim, welcher aus den Spermogonien von Flechten und Pilzen entleert wird u. s. f. — Ein gesteigertes Aufquellen mit Wasser in tangentalen Richtungen wird nur bei den äussersten Schichten solcher Membranen angetroffen, welche durch intensives centrifugales Dickenwachsthum eine sehr bedeutende Mächtigkeit gewonnen haben. Dünne Durchschnitte der Exosporien von Salvinia natans, Pilularia globulifera, Selaginella hortorum Mett. steigern sehr beträchtlich die concave Krümmung der Innenflächen, wenn sie in Wasser liegen. Die Exinen mancher Pollenkörner zeigen ähnliches Verhalten, z. B. die von Cucurbita Pepo. Und auch die Cuticula mancher Haargebilde quillt in reinem Wasser in ihren äusseren Schichten stark auf. Lässt man Haare der Staubfäden von Tradescantia virginica oder

1) Ueber scheinbare Ausnahmen von dieser Regel, siehe S. 220.

2) Vergl. Ralfs, Brit. Desmid. Tf. 1, 2.

3) Ralfs a. a. O. Tf. 2, f. e—k.

Cyanotis zebrina Nees. ½—1 Stunde in Wasser liegen, so hebt sich nicht selten von einzelnen Zellen, insbesondere von den Einfügestellen von Querscheidewänden, die Cuticula stückweis blasig ab [1]). Wird eine aufgeblähete Stelle durchrissen, so steigt die Concavität der gekrümmten Innenfläche: ein Beweis, dass nicht die Dehnung einer Mittelschicht das Abheben bewirkt. Aehnlich verhält sich die Cuticula vieler Narbenpapillen [2]). Weit öfters als die äusserste, ist es eine mittlere Schicht einer Zellhaut, welche mit Wasser erheblich stärker aufquillt, als die beiderseits sie begränzenden. In sehr einfacher Weise tritt dieser Vorgang an den bis zum Verschwinden der Zellhöhlung verdickten freien Aussenwänden der Epidermis der Samenschale von Linum usitatissimum auf, indem die unter der Cuticula liegende dicke Schicht dieser Membranen bei Wasserzutritt fast ausschliesslich in radialer Richtung zu homogen erscheinender Gallerte aufschwillt, welche durch (mikroskopisch nicht wahrnehmbare, äusserst kleine Poren der Cuticula tropfenweis austritt [3]). Die Epidermiszellwände der Samen des Sisymbrium Irio zeigen bei übrigens gleichen Verhältnissen ein stärkeres Aufquellen der Mittelgegend der freien Aussenwand jeder Zelle, welchem Aufquellen der Zusammenhang der Cuticula widersteht, so dass die Cuticula jede Zelle in Form einer Papille nach aussen gestulpt wird [4]). Bei Lepidium sativum findet, bei einer Wandverdickung der Epidermiszellen der Samen welche die Zellhöhlung nur beträchtlich verengt, nicht ausfüllt, bei Wasserzusatz ein zur Membranfläche senkrechtes Aufschwellen der freien Aussenwand, und ein der Wandfläche und der Zellenachse paralleles Aufschwellen der Seitenwandungen, im unteren Theile derselben auch ein in Bezug auf die Zellhöhle radiales Quellen derselben statt, so dass die Zellhöhle verlängert, und zugleich an der Basis eingeschnürt, hutpilzförmig wird [5]). Auch hier wird die Cuticula durch das Aufquellen der unter ihr liegenden Schicht nur gedehnt, nicht gesprengt. Sehr deutlich setzt sich von der zu Gallerte aufquellenden Schicht eine innerste, dichtere ab. — Die Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis und punctatus lassen, von dem Zeitpunkte der Bildung der

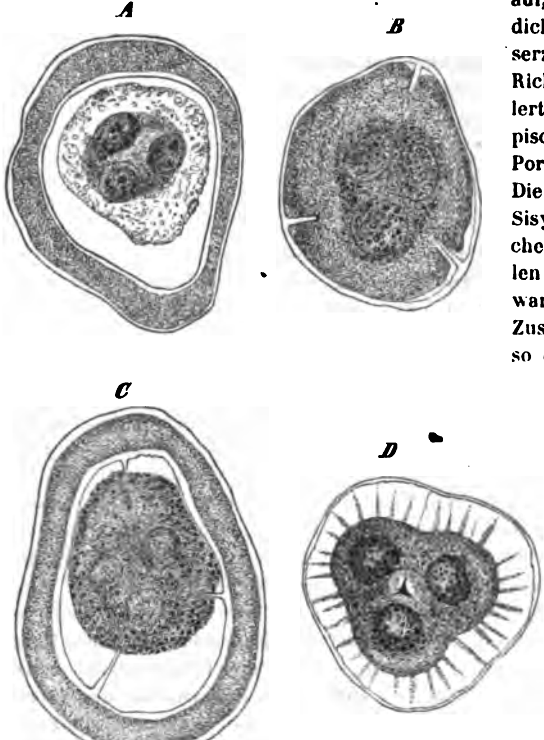


Fig. 55.

Fig. 55. Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis. *A*. Nach Bildung der Kerne der Specialmutterzellen, mit Alkohol behandelt, dem wenig Wasser zugesetzt ward. *B*. Nach Anlegung der Anfänge der Specialmutterzellwände, in absolutem Alkohol. *C*. Aehnliches Object nach Wasserzusatz. *D*. Perspectivische Ansicht eines ähnlichen Entwickelungszustands, in der Inhaltsflüssigkeit der Frucht untersucht, bevor das Aufquellen der Membran begann.

1) Cohn in Linnaea 23, p. 354; Tf. 2, f. 5.
2) v. Mohl in Linnaea 1847, Tf. 16, u. verm. Schr. Tf. 10, f. 34.
3) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1858, p. 21. 4) Ebds. 19. 5) Ebds. 20.

Kerne für die Specialmutterzellen an bis zur Anlegung der Wände der Sporen, bei Einbringen in Wasser eine mittlere Schicht der Wand stark aufquellen, so dass die Zellhöhle beträchtlich verengt wird. Legt man die Zellen in absoluten Alkohol, zu welchem man allmälig Wasser treten lässt, so überzeugt man sich leicht, dass die äusserste und die innerste Lamelle der Membran am Aufquellen sich kaum betheiligen, dass die minder lichtbrechende mittlere Schicht der Haut vorzugsweise aufschwillt (Fig. 54). — Ein beträchtliches Aufquellen der mittleren Schichten verdickter Zellhäute bewirkt die Abtrennung der älteren Theile der Wurzelmütze von den Seitenflächen des bleibenden Theils der Wurzel, besonders deutlich bei den Gräsern. Schon sehr nahe am Vegetationspunkt beginnt die starke Verdickung der nach aussen gekehrten Wände derjenigen Zellen der jungen Wurzel, welche die Aussenfläche des Gewebes darstellen, das von dem, in centripetaler (nach der Ursprungsstelle der Wurzel hin) wie in centrifugaler Richtung (nach der Spitze der Wurzel hin) Dauergewebe abscheidenden, verhüllten Vegetationspunkte der Wurzel in ersterer Richtung producirt wird. Die verdickten Zellwände stellen eine mächtige, auf dem Längsdurchschnitt durch ihre glasartige Durchsichtigkeit auffallende Schicht von Form des Mantels eines Paraboloïds dar. Die mittlere Lamelle dieser dicken Membranen quillt weiterhin auf; bis zur Sprengung der äussersten Lamelle und bis zur endlichen Vertheilung der eigenen Substanz in Wasser. So entsteht die stetig abwärts fortschreitende, aber nie den Vegetationspunkt der Wurzel selbst erreichende Aufhebung der Continuität des Gewebes zwischen Wurzelmütze und bleibendem Theile der Wurzel an der oberen Gränze beider. — In den Zellmembranen der Haare, welche in der Nachbarschaft der Archegonien entstehen (den sogenannten Paraphysen, des Mooses Diphyscium foliosum differenzirt sich geraume Zeit vor Vollendung des Längenwachsthums der Zellen eine stark aufquellende Mittellamelle der Seitenwände von der äussersten und innersten Lamelle. Die Volumenzunahme der Wasser imbibirenden Mittellamelle bläht die äusserste zunächst bauchig auf, und sprengt sie dann in der Mittelgegend, sie in zwei kappenförmige Stücke zerlegend, deren eines der oberen, das andere der unteren Querwand der Zelle anhaftet. Die gequollene Substanz vertheilt sich in der wässerigen Flüssigkeit, welche den von den Perichätialblättern umhüllten Raum erfüllt. Indem darauf das Längenwachsthum der innersten Lamelle der Seitenwände noch fortdauert, werden die beiden Kappen weit von einander entfernt[1]). Ganz ähnlich verhalten sich die Seitenwände der cylindrischen Zellen der Fadenalgen Ulothrix Braunii Kütz. und Zygogonium ericetorum[2]). — In den Membranen der grossen, kugeligen, einzelligen, den Desmidien nahestehenden Algen, welche de Bary[3]) Eremosphaera viridis genannt hat, trennt ebenfalls eine aufquellende Mittelschicht die innere Lamelle von der äusseren, und sprengt endlich die letztere, worauf die zu Gallerte gequollene Membransubstanz grosstentheils aus dem Risse austritt. Der Vorgang wiederholt sich zu mehreren Malen in der jeweiligen innersten Lamelle, so dass nicht selten Zellen der Eremosphaera gefunden werden, die von sechs in einander geschachtelten kugeligen Häuten umgeben sind. Von diesen ist nur

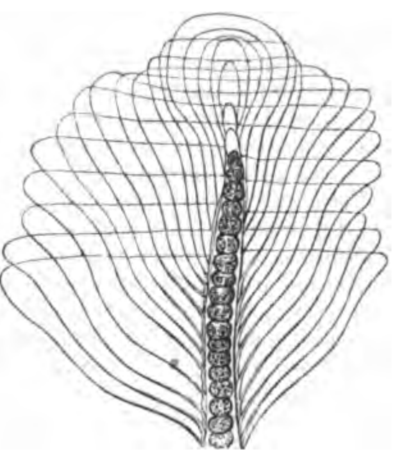


Fig. 56.

Fig. 56. Optischer Längsdurchschnitt eines wachsenden Fadenendes von Petalonema alatum Kütz.

---

1) W. P. Schimper récherches s. l. mousses, Strasb. 1848, Tf. 6, f. 42—46.
2) A. Braun, Verjüngung, p. 188. 3) De Bary, Conjugaten, p. 56.

die innerste intact, die äusseren sind sämmtlich durchrissen[1]). Aehnlich ist der Hergang bei dem Eintritte lamellösen Baues der Zellmembranen der Gloeocapsen, nur dass hier die dehnbare äusserste Schicht der Haut nicht gesprengt wird. Ferner bei den Arten der Gattung Urococcus, wo nach Sprengung der äusseren Lamelle der Haut durch Anschwellen der mittleren die innerste sammt dem Zelleninhalte zur Hälfte aus dem Risse hervortritt. Durch die ofte Wiederholung des Vorgangs werden cylindrische Säulen aus zerrissenen Membranlamellen aufgebaut, auf deren freien Enden die fortvegetirenden Zellen schweben[2]). — Die Bildung der Scheiden, welche die aus Zellenreihen bestehenden Fäden der Rivularieen und Sytonemeen umgeben, beruht gleichfalls zunächst auf dem Anschwellen einer mittleren Lamelle der Zellmembranen, welche das wachsende Vorderende des Fadens an dessen Scheitelwölbung umgeben. Besonders deutlich sind diese Verhältnisse bei Petalonema alatum Grev. (Arthrosiphon Grevillii Kütz.). Die quellende Mittellamelle hat die Form einer Kappe. Am Scheitel ist sie am mächtigsten, nach unten hin keilt sie sich allmälig aus. Ihr Anschwellen blähet die äusserste Lamelle schwach bauchig auf. Die Differenzirung einer solchen quellenden Schicht, die beiderseits von nicht quellenden eingeschlossen ist, wiederholt sich andauernd in der jeweiligen innersten Lamelle der Membran. Es wird ein System in einander steckender Kappen abwechselnd aus dünnen nicht gequollenen, und dickeren stark gequollenen Schichten gebildet. Das stetig sich fortsetzende Längenwachsthum des Fadenendes und der inneren Lamellen seiner Membran sprengt successiv die äusseren Schichten dieses Systems von Kappen. Die gesprengten erhalten die Form von Trichtern, deren Wände von Aussen nach Innen an Dicke abnehmen. Der äussere Theil jedes Trichters quillt nachträglich noch mehr auf; diese Zunahme der Dicke mindert die Neigung der Flächen dieses gequollenen Theils gegen die Achse des Zellenfadens. Die innerste Lamelle der Seitenwände des Fadens bleiben zunächst homogen; weiterhin wachsen sie noch in die Dicke, nehmen dabei bräunliche Färbung an und zeigen dann bisweilen zur Fadenachse concentrische Schichtung, die zu der trichterförmigen Schichtung der Wand der Scheitelwölbung nicht in Beziehung steht. Die minder dichteren Schichten der Letzteren keilen sich gegen die äusserste Lamelle der ersteren einfach aus[3]). Bei Schizosiphon, Euactis, den grössern Arten von Rivularia, bei Scytonema u. A. bestehen wesentlich ähnliche Verhältnisse, nur minder deutlich ausgeprägt. — Auf der Einlagerung beträchtlicher Wassermengen vorwiegend in Richtungen parallel der Membranfläche in einer mittleren Lamelle der Zellhaut beruht ferner das Verhalten aller der genauer untersuchten centripetal verdickten Zellhäute, die bei Quellung ihre Aussenfläche convex krümmen. Es ist bei diesen Membranen eine äusserste, dünne Lamelle an der Quellung unbetheiligt, nur passiv gedehnt. — In Wasser gelegte isolirte Stücke trockener, solcher Membran werden mit der Innenfläche eingerollt. Dahin gehören die schraubenlinig gewundenen Streifen der Specialmutterzellen der Sporen von Equiseten, welche die Elateren darstellen. Sie strecken sich beim Austrocknen gerade, und rollen sich bei Benetzung mit Wasser wieder zu Schraubenwindungen ein, indem äussere Schichten der Membran im ersteren Falle sich stärker zusammenziehen, im zweiten sich stärker ausdehnen, als die inneren. Ebenso krümmen sich Durchschnitte senkrecht auf die Fläche der Membran, Längsdurchschnitte so gut wie Querdurchschnitte der Stammzelle von Dasycladus clavaeformis in Wasser oder wässerigen Lösungen an der Aussenfläche stark convex, oft die In-

1) Hofmeister, Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 34. Ich hatte dort vermuthet, die Einschachtelung concentrischer Membranen in einander beruhe auf Contraction des Inhalts und Bildung neuer Membran an der Oberfläche. Seither habe ich das Auftreten der schwächer lichtbrechenden Mittellamelle in der bis dahin homogenen Membran erkannt.

2) A. Braun, Verjüngung, p. 190; abgebildet in Hassall brit. freshw. Algae, Tf. 80, f. 4, 6.

3) Derselbe, Verjüngung, p. 181; Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 283. — Beide Autoren nehmen völlige Neubildung der Membranen, welche successiv die älteren Kappen durchbrechen, an der Scheitelwölbung der axilen Reihe von Primordialzellen an. Ich finde keine Ursache, dem beizutreten. In normal beschaffenen Faden sehe ich dieses obere Ende des Fadens stets von einer dicht anliegenden, derben Membranschicht umhüllt. Wo die Extremität der Reihe primordialer Zellen frei aus der sogenannten Scheide hervorragte, konnte ich dieses Vorkommen stets mit Sicherheit auf Verstümmelungen zurück führen, welche die Fadenspitze bei der Präparation erlitten hatte.

nenfläche in mehreren Spiralwindungen einrollend. In beiden Fällen ist die alleräusserste Lamelle der Membran, die Cuticula, durch die Volumenzunahme der quellbaren Schichten zunächst unter ihr nur passiv gedehnt. Denn sie zeigt, wenn sie durch Maceration der Objecte in wässeriger Schwefelsäure angemessener Concentration isolirt dargestellt wurde, für sich allein kein merkliches Aufquellungsbestreben in Wasser noch Schrumpfung beim Trocknen. In gleicher Weise verhalten sich dünne transversale Durchschnitte der Blattepidermisaussenfläche von Agave americana. In den quellenden Schichten von Dasycladus nimmt das tangentale Ausdehnungsstreben von Aussen nach Innen Schritt vor Schritt ab. Auch isolirte Lamellen derselben rollen sich einwärts ein. — Das Ueberwiegen des Aufquellens mit Wasser der inneren Schichten in radialer Richtung über das der äusseren Schichten findet sich in vielen Pollenzellen: besonders deutlich an denen der Maranta zebrina. Wird die reife Pollenzelle in Wasser gebracht, so schwillt sie zunächst im Ganzen an, sprengt die sie umgebende Membran der Specialmutterzelle und streift diese ab. Die inneren Schichten der Zellmembran quellen sichtlich mehr und mehr, vorwiegend in radialer Richtung auf, die äussersten Schichten dehnend und den Umfang der Zelle vergrössernd. Der dadurch auf den flüssigen Inhalt geübte Druck macht endlich die Wand bersten; der Inhalt wird grossentheils ausgetrieben, der Durchmesser der geplatzten Zelle vermindert sich beträchtlich, aber das Aufquellen der inneren Schichten der Zellhaut dauert noch längere Zeit an, den Zellraum bis auf ein Viertheil des ursprünglichen Durchmessers verengend[1]. — Ein verwandter Vorgang findet sich bei den Mutter- und Specialmutterzellen von Pollenkörnern. Werden nach Anlegung der Pollentetraden von Neottia ovata und von Epipactis latifolia die Mutterzellen derselben in Wasser gebracht, so schwillt die Mutterzellmembran nach allen Richtungen auf, ihren Innenraum erweiternd und sich von der Aussenfläche der Tetrade abhebend. Stärker aber, als das Aufquellen in tangentaler Richtung, ist in den inneren Schichten der Zellhaut die Volumenzunahme in Richtung des Radius. Dies geht daraus hervor, dass die Inhaltsflüssigkeit des Mutterzellenraumes, nach der Erweiterung desselben, unter einen Druck versetzt wird, welcher endlich die Zellhaut sprengt und die Tetrade austreibt, deren Durchmesser hinter dem der entleerten Mutterzellhaut um etwa ein Fünftel zurück bleibt[2]. Auch die Membranen der Urmutter- und Mutterzellen der Sporen mancher Laubmoose (Phascum cuspidatum, Pottia cavifolia, Encalypta vulgaris) dehnen sich in Wasser so stark in tangentaler Richtung aus, dass sie vom protoplasmatischen Zelleninhalt sich weit abheben. Diese Ausdehnung beruht ebenfalls zunächst auf dem Aufquellen der ganzen Haut in tangentaler, und dem darauf folgenden der inneren Schichten der Haut in radialer Richtung. Denn bei längerer Dauer des Quellens wird die gedehnte Membran gesprengt, der protoplasmatische Inhalt ausgestossen[3]. — Wenn die Cohäsion der in radialer Richtung stärker aufquellenden inneren Schichten mit den äusseren nicht gross ist, da trennen sich jene nach Zersprengung dieser von denselben, und schlüpfen aus dem Risse aus, worauf die gesprengten äusseren Schichten auf einen kleineren Raum sich zusammen ziehen. So bei den Octosporen von Fucus vesiculosus und serratus. Nach Zerklüftung des protoplasmatischen Inhalts eines Sporangiums zu acht Keimbläschen sprengen die radial quellenden inneren Schichten der verdickten Sporangienmembran die äussere Lamelle am Scheitel, und treten aus der Oeffnung hervor, während jene Lamelle zu kleineren Dimensionen sich zusammenzieht. An dem ausgeschlüpften Complex von Membranlamellen wiederholt sich noch einmal der nämliche Vorgang. Die äusserste Lamelle wird

1) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. Wiss., 7, p. 640.

2) Bei Einbringung der Complexe von Specialmutterzellen des Pollens von Malvaceen, Cucurbitaceen u. A. platzen die Specialmutterzellhäute, worauf die jungen Pollenzellen ausgestossen werden. Dieser Vorgang hat einen ganz anderen Verlauf: die jungen Pollenzellen schwellen stark auf, ohne dass ihre Membran an Dicke zunähme, und sprengen die Haut der Specialmutterzelle, aus welcher sie ausschlüpfen. Nach dem Austritte ist die Pollenzelle beträchtlich grösser als der Raum der Specialmutterzelle. Die Wände der letzteren schwellen auch in tangentaler Richtung nicht merklich auf. Es ist also nur die endosmotische Wasseranziehung des Inhaltes der Pollenzelle bei der Volumenvermehrung derselben thätig.

3) Hofmeister, vergl. Unters., p. 71.

durch die stärker quellenden inneren am Scheitel gesprengt; sie zieht sich zusammen; die inneren Lamellen schwellen noch beträchtlich in radialer Richtung an; dann vertheilen sie sich im Meereswasser zu formloser Gallerte. Ein innigerer Zusammenhang zwischen den Schichten des ausgetretenen Schichtencomplexes besteht nur an der Basis. Hier ziehen an einer eng umgränzten Stelle die stärker quellenden innersten Schichten die zeitweilig äusserste nach sich, sie umstülpend[1]). — Auch bei den reifen Sporenschläuchen der Sphaeria scirpicola Fr. sprengt das Aufquellen einer inneren Schicht der Membran die äusserste Lamelle an der Spitze des Ascus, worauf diese Schicht stark sich verlängernd, mit ihrem oberen Theile aus dem Risse hervortritt. Mit ihrem unteren Theile bleibt sie der äusseren Lamelle anhaften. Die gesprengte äussere Lamelle zieht sich im oberen Dritttheil faltig zusammen. Die Volumenzunahme der inneren Membranschicht erfolgt zunächst fast ausschliesslich in Richtung der Flächen. Ihr weiterhin hervortretendes Ausdehnungsstreben in radialer Richtung wird durch die hydrostatische Spannung des flüssigen Inhalts des Ascus gehemmt, so lange dieser geschlossen bleibt. An der Spitze des Ascus ist die hervorgetretene Membranschicht etwas dünner. Hier scheint, noch während sie intact bleibt, ein Theil der Inhaltsflüssigkeit herausgepresst zu werden. Es ist dies daraus zu schliessen, dass innerhalb des Ascus eine Strömung von der Basis zum Scheitel hin eintritt, welche die frei in die Flüssigkeit des Schlauches schwimmenden acht Sporen mit sich fortführt und in der Scheitelwölbung anhäuft. Endlich erhält hier die gequollene Membran eine Oeffnung und eine der Sporen wird sofort in das Loch hineingedrückt. Bald darauf wird sie aus demselben mit grosser Gewalt herausgeschleudert. Sobald dies geschehen, verkürzt sich der Schlauch um ein Geringes, etwa die halbe Länge einer Spore, so dass die Spitze einer zweiten Spore die Oeffnung berührt und in dieselbe hinein gedrückt wird. Der Schlauch verlängert sich aufs Neue, wirft dann die Spore hinaus, verkürzt sich wieder, eine dritte Spore tritt in die Oeffnung, und so fort in steter Wiederholung bis nach Ejection sämmtlicher acht Sporen. Sobald dann die Oeffnung dauernd offen bleibt, verkürzt sich die hervorgetretene Membranschicht um ein Drittel ihrer ganzen Länge; zugleich nimmt ihre Dicke sehr beträchtlich zu[2]). Sie kann jetzt ungehindert in radialer Richtung aufquellen, während zuvor die Kraft, mit der sie diese Quellung anstrebte, in Druck auf den flüssigen Zelleninhalt, und dadurch in Dehnung der Zellhaut in Richtung der Flächen sich umsetzte.

Die Zunahme des Volumens und der Zahl der minder dichten Schichten und Streifen der Zellhaut während des Quellens durch Wasseraufnahme ist am schärfsten ausgeprägt bei den einer excessiven Quellung fähigen Membranen, welche an den Zellen der Aussenfläche der Samen der Quitten, mancher Polemoniaceen, Cruciferen, Plantagineen u. A., der Perikarpien einiger Labiaten und Compositen vorkommen. Rasche Verbreiterung der minder lichtbrechenden Schichten und Streifen, Auftreten neuer solcher Stellen in bis dahin homogen erschienenen dichteren Theilen der Membran, und die Zunahme der Ausdehnung in bevorzugten Richtungen springen hier so sehr in die Augen, dass es zur Darlegung dieser Verhältnisse genauerer Messungen und Zählungen gar nicht bedarf. Es genügt zur Darlegung dieser Verhältnisse, dünne Durchschnitte der betreffenden Gewebe zunächst trocken oder in Alkohol liegend unter das Mikroskop zu bringen, und allmälig Wasser zu ihnen treten zu lassen: etwa in der Weise, dass man wasserhaltigen Alkohol zusetzt, und durch Verdunstung des Alkohol den relativen Wassergehalt der Flüssigkeit allmälig steigen lässt. Viele dieser stark aufquellenden Membranschichten lassen während des Aufquellens eine neu hervortretende, zur Richtung der stärksten Volumenzunahme senkrechte Differenzirung in wasserreichere und wasserärmere Stellen erkennen. Eine den Flächen der Zellhaut annähernd parallele, concentrisch schalige Schichtung kommt häufig solchen quellenden Membranen zu, welche durch Wasseraufnahme ihr Volumen in der Richtung senkrecht auf die Zellhautfläche beträchtlich vermehren. Die freien Aussenwände der Samenepi-

1) Thuret in Ann. sc. nat. 4. Sér., 2, Tf. 13, f. 8, 9; Tf. 14, f. 10—16.

2) Pringsheim in dessen Jahrbüchern 1, p. 190; — der die Spannung der Membran auf endosmotische Wasseraufnahme durch die Inhaltsflüssigkeit der Zelle zurückführen will. Reife Schläuche von Ascomyceten enthalten aber ausser den Sporen nur wässerige Flüssigkeit, wie es scheint, reines Wasser.

dermiszellen der Plantago Psyllium sind bis zum Verschwinden des Lumen verdickt; stellen eine glashelle dicke Schicht dar, die bei Untersuchung dünner Schnitte in Alkohol weder einen lamellösen Bau, noch selbst die seitlichen Gränzen zwischen den Zellen erkennen lässt. Beide werden bei Wasserzusatz während rascher Zunahme der Membrandicke sichtbar: die Gränzfläche je zweier Zellen als eine etwas dichtere Platte, die Lamellen als wechselnd dichtere und minder dichte Schichten. Die Schichten schwellen im Mittelpunkt jeder Zelle rascher in zur Wandfläche senkrechter und in tangentaler Richtung auf, als an den Rändern; jede Schicht erhalt Kappen- oder Glockenform, die äusseren früher und stärker als die inneren. Während des Quellens nimmt die Zahl der Lamellen stetig zu, indem im Inneren dichter Schichten neue minder lichtbrechende Schichten auftreten. Das Anschwellen der quellenden Schichten sprengt die Cuticula, die aufgequollene Substanz tritt aus und vertheilt sich rasch im umgebenden Wasser [1]). Die Wölbung ist nicht allein Folge tangentaler Ausdehnung, welche an den Seitengränzen der Zellen Widerstand findet; denn die dichteren wie die minder dichten Schichten sind an den Scheitelpunkten merklich dicker als an den Rändern. Aehnlich verhalten sich die noch beträchtlicher verdickten Aussenwände der Samenepidermiszellen von Pyrus Cydonia. Die Dicke dieser Wände übertrifft die Breite der Zellen um das Vier- bis Sechsfache. Die Gränzflächen zweier benachbarter Zellen sind schon bei Untersuchung in absolutem Alkohol als dichtere Platten deutlich kenntlich. Diese quellen bei Wasserzusatz ebenso wenig auf als die Cuticula. Die dicke Hauptmasse der Zellwand sprengt aber, in zur Aussenfläche senkrechter Richtung quellend, sofort die Cuticula, sie in grossen Fetzen abwerfend und sondert sich dabei in kappenförmige, abwechselnd mehr und minder wasserhaltige Schichten. Aus der gesprengten Cuticula hervorgetreten, vereinzeln sich die dichteren Schichten im umgebenden Wasser durch Zerfliessen der minder dichten [2]). Sie quellen dann langsam noch weiter auf: nicht selten erkennt man dann in der Mitte einer bis dahin homogenen Kappe das Auftreten einer eingelagerten, minder dichten Schicht.

Die während des Quellens sich herausstellende Differenzirung der Membran in Streifen verschiedenen Wassergehalts, wie sie bei Salvia Horminum, bei Senecio u. a. Synanthereen in den Epidermiszellen der Perikarpien, bei den Collomien und bei Teesdalia, in denen der Samen eintritt, ist im vorhergehenden § S. 205 ff. geschildert. — Die Streifung ist in allen beobachteten Fällen eine schraubenlinig die Längsachse der Zelle umkreisende: da in der Richtung senkrecht zu ihr die Volumenzunahme der quellenden Wand am beträchtlichsten ist, so erfolgt während des Aufquellens allgemein eine Drehung des hervortretenden Gallertschlauches um seine Achse, in einer der Wendung der Schraubenstreifen gegenläufigen Richtung.

Das excessive Quellungsvermögen der Epidermiszellenmembranen von Perikarpien und Samen ist in einem wesentlichen Punkte von der eng begränzten Imbibitionsfähigkeit gemeiner Zellmembranen für Wasser verschieden. Wenn diesen letzteren das aufgenommene Wasser durch Behandlung mit Zucker- oder Salzlösungen angemessener Concentration, mit Alkohol oder durch Trocknen entzogen wird, so nehmen sie das frühere Volumen wieder an. Jene nicht; — ein aufgequollener Gallertschlauch von Salvia oder Collomia verkürzt sich zwar etwas, wenn er in absoluten Alkohol gebracht wird; aber er tritt keineswegs in den Raum der gesprengten Zellhäute zurück, sondern ragt dauernd aus denselben weit hervor.

Wird der Zellhaut Wasser entzogen, so treten Aenderungen der Dimensionen derselben ein, welche den bei Flüssigkeitaufnahme stattfindenden analog, aber entgegengesetzter Art sind. Eine Verminderung der Flächenausdehnung der Zellmembranen tritt schon dann in merklichem Grade ein, wenn denselben durch Einbringung in Zuckerlösung Wasser genommen wird. An langgestreckten Zellen ist dabei die Verringerung des transversalen Durchmessers beträchtlicher, als die des longitudinalen.

---

1) Cramer in Nägeli u. Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 2, 1; Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, p. 22. 2) Cramer ebends., Hofmeister ebends.

Eine Blattzelle der Nitella mucronata zeigte mir in Wasser (an einer durch einen anhaftenden kleinen fremden Körper genau bezeichneten Stelle einen Querdurchmesser von 9,6 M.Mill., eine Länge von 55,85 M.Mill. In Zuckerlösung (in welcher der Zelleninhalt schrumpfte, die Zelle aber cylindrisch blieb) betrugen die betreffenden Maasse 9,06 und 54,25 M.Mill. Die Verminderung der Breite belief sich somit auf 5,6 pCt. die der Länge auf 2,86 pCt. Die Abnahme der Dimensionen der Membran der in Zuckerlösung gebrachten Zelle ist nicht allein bedingt durch die Aenderung der endosmotischen Spannung des flüssigen Inhalts. Denn ich fand sie auch an Abschnitten der cylindrischen Stammzellen der Nitella flexilis, welche beiderseits offen sind und aus denen der Inhalt völlig ausgetreten ist. Es maassen solche Abschnitte in Mikro-Millimetern:

	In destillirtem Wasser		In Zuckerlösung		Abnahme in %	
	Breite	Länge	Breite	Länge	d. Breite	d. Länge
a.	471,3	2394.	462,3	2349,3	1,2	1,6
b.	456	1646,6	443,3	1624	2,8	0,77
c.	471,3	1531,5	465,5	1526,8	1,2	1.
d.	430,6	1342,6	418	1330	3.	1.
e.	525,6	455.	506,6	447,1	3,7	1,9
f.	557,3	576,3	532.	570.	4,5	1,1

Aehnlich verhielten sich die Häute quer durchschnittener Zellen von Cladophora fracta:

a.	79,8	205,2	76.	203,3	5.	1.
b.	72,2	207,7	68,4	2078,6	5,2	0,9

Aehnliche Ergebnisse erhielt Nägeli bei Messung viereckiger Membranenstücke von Zellen der Chamaedoris annulata Mont. Die Länge trockener solcher Stücke nahm durch völlige Tränkung derselben mit Wasser zu um 2,78—4,71 pCt., die Breite um 8,67—6,12 pCt.[1].

Dieser Bevorzugung einer bestimmten Richtung der Schrumpfung beim Wasserverluste entspricht die Differenzirung derselben Membranen in Streifen verschiedenen Wassergehalts. Sie alle zeigen Längs- und Querstreifung. Die erstere ist die bei weitem deutlichere; die Breite eines Paares von je einem dichteren und einem minder dichten Längsstreifen ist beträchtlicher, als diejenige eines solchen Paares von Querstreifen.

Analoge Erscheinungen treten an schräg gestreiften Zellen hervor. Da der Winkel mit der Zellenachse, in welchem die Schrägstreifen der Membranen langgestreckter Zellen ansteigen, kleiner zu sein pflegt, als 45°, da die Streifen relativ steil verlaufen, so hat eine Verringerung der Ausdehnung der Zellhaut bei Austrocknung, welche vorwiegend in der Richtung senkrecht auf die Streifen erfolgt, eine stärkere Verminderung der Breite als der Länge der Zellhaut zur Folge.

An lebenden Brennhaaren der Nesseln tritt bei Einbringung in Zuckerlösung beträchtliche Verminderung des Querdurchmessers ein, während die Länge constant bleibt oder in sehr geringem Grade zunimmt. Die Erscheinung ist völlig unabhängig von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts, denn sie zeigt sich mit grösster Deutlichkeit an Endzellen von Brennhaaren, die nahe über der Basis durchschnitten werden, deren Innenraum also weit geöffnet ist. So maassen z. B. in Mikromillimetern an so durchschnittenen Brennhaaren der Urtica pilulifera, die in Zuckerlösung die Form von Kegeln mit kreisförmigem Querschnitt behielten.

	Querdurchmesser des unteren Endes		Länge		Verschmälerung	Verkürzung
	in destillirtem Wasser	in Zuckerlösung	in destillirtem Wasser	in Zuckerlösung[2])		
1)	72,2	61,7	595,5	608	12½%	2%
2)	102,6	91,2	1418,6	1444	13%	1,8%
3)	144,4	138	1836,6	1862	8%	2%
4)	95	85,5	1412,3	1418,6	10%	0,44%
5)	153	139,2	1697,3	1710	9,3%	0,75%

1) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1864, 7. Mai, p. 33.

2) Die Zuckerlösung war in allen Fällen von gleicher Concentration, nahezu gesättigt.

Noch schärfer ist der Unterschied zwischen Verschmälerung und Verkürzung der Zellhaut bei völligem Austrocknen derselben. Sehr viele Fadenalgen, wie Cladophora fracta und glomerata, die Oedogonien und Spirogyren, verkürzen ihre Zellen beim Austrocknen nur sehr wenig, ziehen sich aber in der Mittelgegend transversal zu platten Bändern zusammen, derart, dass die plan gewordenen Wandflächen dicht auf einander liegen. Die grösste Breite der Mittelgegend übertrifft kaum den Querdurchmesser der frischen cylindrischen Zelle. Es sind die Richtungen dieser Zusammenziehung in je zwei benachbarten Zellen des Fadens zu einander senkrecht. Kein Zweifel, dass sie mit der bei den Cladophoren hervortretenden Längs- und Querstreifung der Zellhaut derart im Zusammenhang steht, dass durch das Austrocknen der weicheren Längsstreifen eine grössere Raumverminderung eintritt als durch das der weicheren Querstreifen, — und dass das Vorkommen dieser Erscheinung bei Spirogyra und Oedogonium berechtigt, für diese einen ähnlichen Bau der Zellhaut zu folgern, wie er bei Cladophora besteht. Langgestreckte Zellen mit mehr oder minder deutlicher Schrägstreifung der Wand drehen sich beim Trocknen. Die Richtung der Drehung ist annähernd beständig links z. B. bei den meisten Bastzellen und Holzzellen (den letzteren bei sehr scharfem Trocknen durch Erhitzung), den Haaren von Anemone Pulsatilla. Junge dünnwandige Bastzellen von Carpinus Betulus, Sophora japonica, Vitis vinifera drehen rechts, alte links[1]). — Lässt man unter dem Mikroskope Stücke querdurchschnittener, aus frisch vegetirenden Stängeln genommener Bastzellen von Linum usitatissimum eintrocknen, so verringert sich der Querdurchmesser der sich drehenden Zelle sehr beträchtlich. Zugleich findet eine, aber sehr geringe Verlängerung der Zelle statt.

Werden lebende und also wasserhaltige Zellmembranen vollständig ausgetrocknet, so wird dadurch ihr Imbibitionsvermögen für Wasser erheblich vermindert. Sie nehmen nach der Austrocknung auch bei reichlichster Wasserzufuhr das frühere Volumen nicht vollständig wieder an. Wasserreiche Membranen und Membranentheile werden von dieser Herabdrückung des Imbibitionsvermögens relativ stärker betroffen, als wasserärmere.

Die Zellen getrocknet gewesener Fadenalgen nehmen auch bei langdauernder Einweichung in Wasser den früheren Turgor nicht wieder an. Die radialen Risse des Holzes ausgetrockneter Scheiben des Stammes von Laubhölzern schliessen sich nicht wieder vollständig, auch wenn das Holz wochenlang unter Wasser getaucht erhalten wird. Die aus den Epidermiszellen der Merikarpien von Salvia Horminum, der Samen von Teesdalia nudicaulis, Collomia coccinea bei Durchfeuchtung herausgetretenen Gallertschläuche schwellen nur wenig wieder auf, wenn sie nach völligem Austrocknen wieder unter Wasser gebracht werden.

b. Imbibition andrer Flüssigkeiten als Wasser.

Die pflanzlichen Membranen imbibiren andere Flüssigkeiten als Wasser, theils mit geringerer, theils mit grösserer Intensität als dieses: die Anziehung zwischen den festen Theilen der Membranen und der Flüssigkeit ist im Allgemeinen grösser als für Wasser für Säuren, Alkalien, saure und basische Salze; kleiner für Lösungen neutraler Salze und neutraler Stoffe überhaupt, wie Alkohol, Zucker, Gummi. Auch manche mit Wasser nicht mengbare Flüssigkeiten werden den Zellmembranen von Pflanzen eingelagert: so namentlich fette und ätherische Oele, und die Lösungen anderer Körper in denselben. Die vollständige Durchtränkung einer Membran mit Wasser oder wasserhaltiger Flüssigkeit schliesst die Imbibition einer mit Wasser nicht mengbaren Flüssigkeit nicht vollständig aus, und um-

---

1) C. Schimper in Bot. Zeit. 1857, p. 768.

gekehrt. Eine völlig feuchte, mit einer dünnen Wasserschicht auch an der Aussenfläche überzogene Membran wird von fetten und von vielen ätherischen Oelen zunächst zwar nicht benetzt, und imbibirt davon nichts; eine mit Fett getränkte Membran ist für Wasser zunächst unbenetzbar und undurchdringbar. Sehr lange dauernde Berührung einer von Wasser durchtränkten Membran mit Oel in grosser Masse führt aber zur Einlagerung eines Theiles des Oeles. Während längerer Zeiträume fortgesetzter Contact von Fett imbibirter Membranen mit Wasser oder wässeriger Flüssigkeit veranlasst den Eintritt eines Theiles dieser in die Membran unter Verdrängung eines Theiles des imbibirten Fettes. Ist die Sättigung der Membran mit einer gegebenen Imbibitionsflüssigkeit nicht vollständig, so kann örtlich eine andere, mit jener nicht mischbare Flüssigkeit in sie eindringen: ein Fall, der in der lebenden Pflanze bei Durchgang von Oel durch die Wände wasserhaltiger, und von Wasser durch die Wände ölhaltiger Zellen vielfach eintritt. Oft haben, von verschiedenen Theilen (Areolen, Schichten) der nämlichen Membran die eine relativ grössere Affinität zu wässerigen, die anderen zu mit Wasser nicht mengbaren Flüssigkeiten. Solche Membranen können gleichzeitig von zwei nicht mengbaren Flüssigkeiten imbibirt sein.

Die Einlagerung eines mit der vorhandenen Imbibitionsflüssigkeit nicht mengbaren flüssigen Körpers bei längerem Contact grösserer Mengen des letzteren zeigt sich anschaulich an den Wänden der Korkzellen. Frischer Kork ist von Wasser nicht benetzbar, für dasselbe impermeabel. Seine Zellmembranen sind getränkt von einer fettigen (wachsähnlichen), mit Aether ausziehbaren Substanz[1]). Bei längerer Berührung mit grösseren Quantitäten von wässeriger Flüssigkeit, z. B. des Propfens mit dem Inhalte liegender Wein-, Bier- oder Mineralwasserflaschen, wird der Kork aber von diesen Flüssigkeiten vollständig durchtränkt. — Bringt man dünne Durchschnitte von Fichtenholz, von Endosperm der Phytelephas macrocarpa, vom Basttheile der Gefässbündel der Iriartea exorrhiza, die man mit Mandel- oder Citronenöl imbibirt hat, unter dem Mikroskope in vieles Wasser, so sieht man das Oel in Tropfen aus den Zellhäuten ausgeschieden werden, während Wasser (welches zur Veranschaulichung des Versuchs mit ammoniakalischer Lösung von Carmin gefärbt werden mag) in die Membranen eintritt. Werden nicht zu dünne Durchschnitte des Endosperms von Phytelephas macrocarpa, welche ammoniakalische Carminlösung imbibirt und den Inhalt der Zellen intensiv roth, die Zellwände blass rosenroth gefärbt haben, nach Abtrocknen der Schnittflächen mit Fliesspapier in Citronenöl gelegt, so verdrängt dieses aus Zellenwänden und Zelleninhalt allmälig die Carminlösung, welche theils an den Schnittflächen, theils in den Höhlungen geschlossener Zellen in Form intensiv rother Tropfen ausgeschieden wird. — Die Membranen und der Inhalt unverletzter lufttrockener Pollenkörner der verschiedensten Art imbibiren begierig ätherische Oele, und werden, von diesen durchtränkt, in hohem Grade durchscheinend. Aus dem Oel genommen und in Wasser gelegt werden sie opak, indem das den Membranen eingelagerte Oel durch Wasser verdrängt, und in Tropfenform ausgestossen wird, worauf der Inhalt, ein Gemenge aus mit Wasser quellenden und in ihm löslichen und aus mit Wasser nicht mischbaren Körpern, in jenen seiner Bestandtheile sehr viel Wasser anzieht, und so zu Tropfen sehr verschiedenen Lichtbrechungsvermögens sich differenzirt. Umgekehrt werden Pollenzellen, die nur halbtrocken, mit Wasser durchtränkt aber nicht gesättigt, in ätherisches Oel gebracht werden, allmälig von diesem durchdrungen und durchscheinend gemacht, wobei Wasser an der Aussenfläche des Korns in Tröpfchen sich ausscheidet.

Die Exinen mancher Pollenkörner sind besonders geeignet, die gleichzeitige Imbibition verschieden dichter Stellen derselben Membran durch differente, nicht mischbare Flüssigkeiten zu veranschaulichen. Werden die Membranen durch Quetschung gesprengter und entleerter

1) Doepping in Wöhler u. Liebig, Ann. 1843, 1, p. 286.

Pollenzellen von Scorzonera hispanica in Citronenöl gelegt, so nehmen sie eine so gleichartige Durchscheinenheit an, dass die prismatischen dichteren und die zwischen diese gelagerten minder dichten, auf der Aussenfläche des Korns senkrecht gestellten Parthieen der vorstehenden Leisten der Exine nur mit Mühe erkannt werden können. Lässt man unter dem Mikroskope zu solchen, aus dem Oele herausgenommenen Körnern einseitig Wasser treten, so sieht man, dass zunächst nur die minder dichten Theile der vorspringenden Netzleisten, unter Ausstossung von Oeltröpfchen Wasser aufnehmen, während die dichteren prismatischen Parthieen noch von Oel durchtränkt bleiben. Diese behalten das bisherige hohe Lichtbrechungsvermögen; jene stimmen das ihrige tief herab, und so scheiden sich beide aufs schärfste. Die dichteren Stellen erscheinen bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops als lichte Streifen zwischen den dunklen minder dichten.

Mit Wasser mengbare Flüssigkeiten, welche alkalisch oder sauer reagiren, werden von den meisten Zellhäuten in grösserer Menge eingelagert, als reines Wasser. Auch derb- und festwandige Zellhäute, die bei Wasserentziehung ein nur sehr geringes Schwinden, bei Wasserzusatz eine kaum merkliche Zunahme des Volumens zeigen, quellen bei Zuführung solcher Lösungen beträchtlich auf. Die Volumenzunahme ist eine dauernde; sie bleibt bestehen auch nach Auswaschung oder nach Neutralisation des Quellungsmittels. — Die Erscheinungen, welche bei Imbibition solcher Flüssigkeiten hervortreten, sind von grosser Mannichfaltigkeit im Einzelnen und stehen im offenbaren Zusammenhange mit der verschiedenartigen chemischen Constitution der Zellhäute. Im Allgemeinen quellen Membranen aus reinem Zellhautstoff stärker in Säuren, schwächer in Alkalien; stark cuticularisirte Membranen (§ 30) kaum merklich in Säuren, dagegen beträchtlich in Alkalien. Für Membranen aus reinem Zellhautstoff oder für solche aus denen durch Ausziehen mit Salpetersäure oder Königswasser oder einem erwärmten Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure die Verbindungen fremder Substanzen mit dem Zellhautstoffe entfernt worden sind, lässt sich u n g e f ä h r folgende aufsteigende Scala der Affinität von Quellungsmitteln zur Zellhaut aufstellen: Essigsäure, Chlorwasserstoff, Salpetersäure, Aetzkalilauge, ein Gemenge von chlorsaurem Kali und Salpetersäure, Iodwasserstoff, Kupferoxydammoniak, Schwefelsäure.

Die Differenzen der Richtungen und der Intensitäten des Aufquellens der Zellmembranen in derartigen Flüssigkeiten sind im Wesentlichen gleicher Art mit denjenigen, welche bei Imbibition von reinem Wasser sich herausstellen.

Bei fest- und dickwandigen Zellen ist es der gewöhnlichste Vorgang, dass die äusserste Schicht der Haut in nur ganz geringem Maasse am Aufquellen sich betheiligt, dass auch die innerste Lamelle der Membran nur mässig aufquillt, und dass die mittleren Schichten ihr Volumen nach allen Richtungen am stärksten vermehren. So bei Behandlung vieler dickwandiger Holz-, Bast- und Parenchymzellen mit Schwefelsäure, wobei die stärkst quellenden mittleren Schichten der Membran gemeinhin deren äusserste Lamelle sprengen, und oft auch die innerste Schicht zerreissen oder von ihr stellenweise sich ablösen. So z. B. in den Holzzellen von Juniperus Sabina [1]). — Bestimmte Richtungen der Volumenzunahme sind auch beim Aufquellen in Säuren oder Alkalien bevorzugt. Die Anschwellung von Bastzellen, Holzzellen und Gefässen erfolgt vorzugsweise in die Dicke und Breite, aber wenig in die Länge [2]). Die Zunahme der Ausdehnung in Richtung senkrecht auf der Fläche ist dabei in den äusseren Schichten der Membran sichtlich relativ grösser als in den inneren. Der Querdurchschnitt einer Bastzelle von Cinchona calisaya sprengt, in Schwefelsäure liegend, die äussersten sehr wenig quel-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 309 ff. 2) Derselbe a. a. O. p. 308.

lenden Lamellen seiner Membran durch die Zunahme in Richtung des Radius der nächst inneren Lamellen. Indem die innersten Lamellen stärker in Richtung der Fläche sich ausdehnen, als die äusseren, setzt der Riss eine Strecke weit gegen die Zellenachse hin sich fort. In den einzelnen Schichten nimmt von Aussen nach Innen das Quellungsstreben in Richtung der Fläche rasch zu. Complexe von Lamellen derselben trennen sich von einander und jeder nächstinnere Complex zeigt eine stärkere relative Zunahme der Flächenausdehnung, als der nächst äussere. In den innersten Schichten sind Quellung in den Richtungen der Dicke und Fläche ungefähr gleich; hier tritt keine Zerreissung ein. Aehnlich bei Bastzellen von Hanf, Flachs u. a. [1]). — In den inneren Schichten langgestreckter dickwandiger Zellen überwiegt ferner bei der Quellung in Richtung der Fläche diejenige in longitudinaler weit die Zunahme der Ausdehnung in transversaler Richtung. Dies zeigt sich in der Faltung und Verbiegung der inneren Schichten während des Aufquellens: z. B. der Bastzellen von Linum usitatissimum in Kupferoxydammoniak [2]); beim Liegen von Zellen der Cladophora glomerata und fracta in Essig- oder Salzsäure, bei Aufweichen von Zellen der Griffithia corallina in süssem Wasser u. s. w. Es bestehen auch in dieser Beziehung Unterschiede von Schicht zu Schicht. Dies ergiebt sich aus dem Verhalten von Bruchstücken dickwandiger vielschichtiger Zellen in Quellungsmitteln. Kurze Stücke von Flachs- oder Baumwollfasern lassen die inneren Schichtencomplexe aus den Endflächen weit hervortreten, wenn sie in Kupferoxydammoniak aufquellen; dabei sind die Endflächen jedes Complexes stark von der Zellenachse abwärts geneigt [3]).

In Schwefelsäure oder in Kupferoxydammoniak quellende Bastzellen erleiden die stärkste Ausdehnung der Membranfläche in einer zur Längsachse der Zelle geneigten, durch das hervortretendste Streifensystem bezeichneten Richtung. Ist der Winkel dieser Neigung sehr spitz, so verringern die Bastzellen ihre Länge, während Umfang und Wanddicke zunehmen. »Die Bastfaser und jede einzelne Schicht derselben wird beim Aufquellen kürzer und dicker, wobei eine Drehung um die Achse erfolgt [4]).« An Stücken von Bastzellen des Linum usitatissimum, welche während des Aufquellens in Kupferoxydammoniak Cylinderform behielten, bestimmte Nägeli durch directe Messung eine Abnahme der Länge von 40—60 pCt. bei einer Zunahme des Querdurchmessers um das Drei- bis Fünffache und des Volumens um das Zwölf- bis Fünfzehnfache [5]). — Die Bevorzugung bestimmter Richtungen der Volumenzunahme steht auch bei dem Aufquellen in energischer als Wasser wirkenden Imbibitionsflüssigkeiten in einer bestimmten Beziehung zu der sichtbaren Schichtung und Streifung der Zellmembran. Diese Beziehung ist aber die entgegengesetzte von der bei dem Quellen mit Wasser hervortretenden. Bastzellen die in Schwefelsäure oder Kupferoxydammoniak quellen, dehnen sich vorzugsweise in Richtung der deutlichst hervortretenden Streifung. Die Windungen der Schraubenstreifen werden niedergedrückt [6]). Vorwiegend in Richtung des Verlaufes der dichtesten und der mit diesen wechselnden mindest dichten Streifen der Membran wird Flüssigkeit der Membranfläche eingelagert; nicht wie bei den quellenden Zellhautschichten von Salvia und Collomia senkrecht zu jener Streifung. Die Drehung der quellenden Zellen erfolgt der Richtung der Schrägstreifen gleichsinnig, nicht widersinnig. — Einen Antheil an dieser Erscheinung hat auch der Umstand, dass die äussersten sehr wenig quellenden Lamellen der Bastzellenmembranen in transversaler Richtung dehnbarer sind als in longitudinaler. Die inneren Schichten können beim Aufquellen deshalb leichter an Umfang als an Länge zunehmen. Die Zunahme des Umfangs bedingt dann eine Verminderung der Steilheit der tangentalschiefen Streifung. Sie bedingt diese Verminderung auch für jedes zweier sich kreuzenden Systeme von Schrägstreifen derselben Membranlamelle. Man kann den Vorgang durch die Annahme schematisch sich versinnlichen, dass quadratische Stellen der Zellhautfläche, deren eine Diagonale der Zellenachse parallel stehe, im Ausdehnungsstreben begriffen seien, welches nur in transversaler oder in tangentalschiefen Richtungen sich zu verwirklichen vermöge. Dann würden bei transversaler

1) Nägeli a. a. O., p. 97, Tf. 5, f. 56. 2) Derselbe a. a. O. f. 57, 58.
3) Derselbe a. a. O. f. 50—53, 59. 4) Derselbe a. a. O., p. 99.
5) a. a. O. p. 90. 6) Nägeli a. a. O., p. 99.

Richtung der Ausdehnung die quadratischen Stellen die Gestalt von Rhomben erhalten, deren kleinere Durchmesser der Zellenachse parallel blieben. Ist die Richtung der Grössezunahme tangentalschief, so würde die quadratische Stelle in die Form eines Rhomboïds übergeführt, dessen längere Seiten in der Richtung der Ausdehnung liegen. In dem letzteren Falle tritt eine Torsion der Zelle ein, deren Richtung mit derjenigen der stärkeren Ausdehnung zusammenfällt. — Ein ähnlicher Erfolg wird eintreten, wenn die Ausdehnung der Membranfläche nach mehreren oder allen Richtungen geschieht, dafern unter diesen Richtungen eine tangentalschiefe besonders bevorzugt ist.

Die Imbibition von Flüssigkeit durch einen festen Körper kann, nach der allgemein anerkannten Vorstellung von der Undurchdringlichkeit der Materie, nicht anders gedacht werden, denn als die Einlagerung von Flüssigkeitstheilchen an und zwischen die Theilchen der festen Substanz. Der Menge, dem Volumen der eingelagerten Flüssigkeitstheilchen entspricht eine Zunahme des Volumens, eine Quellung des imbibirenden Körpers. Die Beobachtung zeigt, dass die Flüssigkeit aufnehmenden Zellmembranen nach allen Richtungen des Raumes hin an Ausdehnung wachsen; bei Flüssigkeitsentziehung in allen Richtungen schrumpfen, wenn auch in verschiedenen Richtungen mit verschiedener Intensität. Es geht aus diesen Erscheinungen hervor, dass allseitig zwischen und neben die festen Theilchen der Membran Flüssigkeitstheilchen eingelagert werden; dass in der durchfeuchteten Zellhaut die festen Theilchen von Flüssigkeitshüllen umgeben sind. Die nach verschiedenen Richtungen ungleiche Intensität des Aufquellens beruht selbstverständlich darauf, dass in den Richtungen stärkerer Ausdehnung grössere Mengen von Flüssigkeit eingelagert werden, als in denen geringerer. In einer gequollenen Membran liegen demnach in den Richtungen stärkerer Quellung in der gleichen linearen Erstreckung mehr Wassertheilchen, als in den Richtungen geringeren Aufquellens. Da kein Grund vorliegt, anzunehmen, dass die Wasserhüllen der festen Membrantheilchen an verschiedenen Stellen von beträchtlich verschiedener Mächtigkeit seien, so ergiebt sich aus den ungleichen Maassen der Ausdehnung imbibirender Membranen mit Nothwendigkeit die Vorstellung, dass die festen Theilchen der Substanz nach verschiedenen Richtungen des Raumes von ungleicher Ausdehnung, dass sie anisodiametrisch sein müssen; von grösster Ausdehnung nach den Richtungen geringsten Aufquellens und umgekehrt.

Die Anschauung, dass die kleinsten Theile der organisirten Substanzen im feuchten Zustande von Flüssigkeitshüllen umgeben seien, wurde mit den daran sich knüpfenden, im Obigen angedeuteten, in § 39 weiter ausgeführten Consequenzen zuerst (1858) von Nägeli[1]) ausgesprochen und durchgeführt: zunächst durch genaue Darlegung der Erscheinungen des Aufquellens bei Flüssigkeitsaufnahme und des Schrumpfens bei Flüssigkeitsentziehung. Zu dem gleichen Ergebniss gelangte derselbe auf einem zweiten, völlig verschiedenen Wege: durch die Erörterung der sichtbaren feinsten Structur (Schichtung und Streifung) der Membranen grosser Algenzellen[2]) (vergl. § 27 u. 28).

Excessiv quellende Membranen oder Membranparthieen vertheilen ihre Substanz endlich vollständig in der Imbibitionsflüssigkeit (S. 230). Der feste Aggregatzustand der Membran geht verloren, sie wird in der Flüssigkeit gelöst. Die Wasserhüllen der festen Theilchen erhalten eine so bedeutende Mächtigkeit, dass die Massenattraction der festen Partikel aufeinander nicht mehr wirkt. So ist die

1) Pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 332, 344.
2) Sitzungsb. bayer. Akad. 1862, 8. März (p. 203 des Separatabdrucks).

Auflösung von Zellmembranen in Flüssigkeiten von der Imbibition dieser durch jene nur quantitativ verschieden; die Quellung über einem bestimmten, nach specifischen Differenzen höchst verschiedenem Grade hinaus ein Uebergangszustand zur Lösung.

c. Löslichkeit in Wasser bei niederer Temperatur.

Der Unterschied der Zellmembran vom Zelleninhalte, welcher auf der Fähigkeit des Widerstands jener gegen Wasser, auf ihrer Unlöslichkeit in Wasser oder wässeriger Inhaltsflüssigkeit der Zelle beruht, ist nur ein relativer. Da die Membran durch Erhärtung einer halbflüssigen Schicht an der Aussenfläche des Inhalts entsteht, so müssen Uebergangsstufen zwischen der plastischen Beschaffenheit dieser Schleimschicht und dem festen Zustande der Membran vorkommen, wenn jene Erhärtung langsam vor sich geht (S. 147). Und auch die Unlöslichkeit der fertigen, festen Zellhaut in Wasser oder in der wässerigen Inhaltsflüssigkeit von Zellen und Intercellularräumen lebender Pflanzen ist keine absolute. Die Substanz erhärteter, elastischer Zellmembranen geht vielfach in einen löslichen Zustand über, und wird gelöst, sei es an beschränkten, scharf umschriebenen Stellen, so dass Löcher in der Zellhaut entstehen; — sei es innerhalb bestimmter Schichten der Membran, — sei es endlich in der Totalität derselben, so dass vollständige Verflüssigung der Zellhaut eintritt.

Die örtliche Auflösung von Zellmembranen ist in zwei Reihen von Erscheinungen weit verbreitet: in dem Verschwinden der dünnen Membranschicht, welche die peripherische Endigung der Tüpfel verdickter Zellhäute verschliesst, — und in der Bildung von Löchern in den Mutterzellen der Fortpflanzungszellen von Algen und Pilzen; von Löchern, welche bestimmt sind entweder den Austritt von Schwärmsporen oder Spermatozoïdén, oder den Zutritt von Spermatozoïden zu Keimbläschen zu gestatten.

Die Lösung und Aufsaugung, die Resorption der Membranlamelle, welche die Tüpfel einer Zellhaut nach aussen verschliesst, lässt sich am leichtesten bei der Bildung der Löcher in den Zellmembranen der Blätter und Stängelrinde der Sphagnen, der Blätter von Oncophorus glaucus und anderen Leucobryaceen beobachten. Die Blätter dieser Moose bestehen aus zweierlei Zellen: langgestreckte schmale chlorophyllhaltige Zellen bilden ein Maschenwerk, dessen Zwischenräume von grösseren, breiteren, jung chlorophyllarmen, später chlorophylllosen Zellen ausgefüllt sind; — bei Sphagnum bilden die Zellen eine einfache Schicht, bei Oncopherus theilen sich die chlorophyllarmen der Mittelgegend des Blattes durch der Fläche desselben parallele Wände; in beiden Fällen schwellen die chlorophyllarmen beträchtlich an, über die chlorophyllreichen beiderseits hervortretend, bei Oncophorus stets, bei Sphagnum nicht selten sie überwallend und umschliessend. Auf den Wänden der chlorophyllarmen Zellen bilden sich flache, meist ovale Tüpfel, die von einem wenig erhabenen, nach dem Innenraume der Zelle vorspringenden Ringwalle umgeben sind. Sehr frühe schon, noch bevor die Blätter (durch die letzte Streckung der Zellen) ihre volle Grösse erreichen, verschwindet die verschliessende Membran dieser Tüpfel bei Sphagnum; sie erhält sich etwas länger bei Oncophorus. Gleichzeitig mit der Entstehung des Loches in der Haut der Zelle verschwindet der protoplasmatische Inhalt desselben; sie führt fortan nur Luft oder, bei völliger Durchfeuchtung der Moospflanze, Wasser[1]. In einer ähnlichen Weise entstehen die Löcher, welche zwei übereinanderstehende Gefässzellen verbinden, die trennende Scheidewand beider durchbrechend.

---

1) v. Mohl, verm. Schr., p. 305, 340.

Es bildet sich jederseits an dieser Wand ein einziger kreisrunder flacher Tüpfel mit erhabenem Rande (z. B. bei Quercus, Fraxinus, Paulownia), oder eine Reihe breit gezogener solcher Tüpfel (z. B. bei Betula, Vitis). Deutlicher als bei Sphagnum ist der Ringwall einwärts, gegen den Mittelpunkt des Tüpfels geneigt; und oft springt er ziemlich weit nach demselben hin vor. Weiterhin, gegen den Zeitpunkt, zu welchem die Gefässzellen ihren flüssigen Inhalt verlieren, verschwindet die verschliessende Membran des Tüpfels, und beide Gefässzellen, jetzt lufthaltig, stehen mittelst eines offenen kreisförmigen Loches, oder mittelst einer Reihe breitgezogener Löcher mit einander in Verbindung[1]). In der nämlichen Art wird nach Ausbildung der behöften Tüpfel der Seitenflächen der Holzzellen von Coniferen, und der Gefässe sowie der gefässähnlichen Holzzellen angiospermer Dikotyledonen die Membran resorbirt, welche die peripherischen Enden zweier auf einander stossender Tüpfel von Nachbarzellen trennt (S. 174). Die einander angränzenden Holzzellen, oder Holz- und Gefässzellen treten seitlich in offene Communication ihrer Höhlungen. Diese Resorption erfolgt vielfach erst spät, nach Jahren, und es geht ihr (bei Coniferen) nicht selten eine Zunahme der Flächenausdehnung der Scheidewand voraus, vermöge deren sie sich wölbt, und der gewölbten Seitenfläche des einen der beiden planconvexen Tüpfelhöfe sich anschmiegt, die Ausmündung des Tüpfelkanals in denselben verschliessend. In Folge dieser Quellung der zur Verflüssigung sich vorbereitenden Membran erscheint der eine Tüpfelkanal an seiner peripherischen Endigung zu einem biconvex linsenförmigen Hohlraume erweitert; der andere plötzlich geschlossen[2]). Die Verflüssigung der den Tüpfelhof verschliessenden Membran unterbleibt völlig, wenn ein behöfter Tüpfel auf einen nicht behöften Tüpfel, oder auf die nicht getüpfelte Membran einer Nachbarzelle stösst, z. B. auf der Gränze einer gefässähnlichen Holzzelle und einer Markstrahlenzelle, einer Gefässzelle und einer Holzparenchymzelle. — Eine Modification der Verflüssigung dünn gebliebener Stellen einer im übrigen verdickt gewordenen Zellhaut tritt auf bei der Zerspaltung der Membran der Specialmutterzellen der Equisetumsporen zu den sogenannten Elateren. Die Wand dieser Zelle, welche der eingeschlossenen Spore dicht anliegt, wird — obwohl eigenen, von dem der Spore verschiedenen Zelleninhalts entbehrend — in zwei parallelen, schraubenlinigen, relativ breiten Streifen verdickt. Die schmalen, unverdickten Stellen zwischen den verdickten Bändern werden während des Beginns dieser Verdickung allmälig von aussen her verflüssigt, so dass die kugelige Spore nun von zwei freien Schraubenbändern umwunden erscheint[3]). In ähnlicher Weise verschwinden die dünn gebliebenen Stellen der Membranen der Spiralfaserzellen, welche die pergamentartige Hülle der Wurzeln der meisten baumbewohnenden und einiger erdbewohnenden Orchideen besteht, nach der Ausbildung der Verdickungen schraubenlinig verlaufender schmaler Parallelstreifen der Membran. In der fertigen Wurzelrinde sind diese Streifen allein übrig, dünne Fasern darstellend, welche eine von feinen Spalten durchbrochene Membran darstellen. In einigen Fällen sind bandförmige Gruppen solcher Parallelfasern direct geordnet, dass sie breitere rhombische Spalten zwischen sich frei lassen; dünn gebliebene Stellen der Membran, die gleich den schmäleren zwischen den Fasern resorbirt zu werden pflegen: so bei Epidendrum elongatum[4]).

Nach der Ausbildung der Schwärmsporen der Algen und Pilze werden diese in den meisten Fällen aus der Mutterzelle in der Art entlassen, dass an einer kleinen, scharf umschriebenen Stelle der Mutterzellhaut Verflüssigung eintritt, und so ein Loch sich bildet. Bei vielen der hieher gehörigen Formen hat diese Stelle eine bestimmte Lage: sie fällt zusammen mit dem Orte, an welchem die Zerklüftung des protoplasmatischen Zelleninhalts zu Schwärmsporen beginnt. An Mutterzellen, welche die Endzellen von gegliederten Fäden sind, befindet sie sich

---

1) Schacht de maculis etc. Bonn 1860, p. 8; Dippel in Bot. Zeit. 1860, p. 329.

2) Hartig, Beitr. z. Entw. d. Pflanzenz. Berlin 1843, f. 15 bei o; — derartige Bilder erhält man an Tüpfeldurchschnitten des Tannen- und Fichtenholzes öfters, an Kiefernholz seltener.

3) v. Mohl, Flora 1833, 1, p. 45; verm. Schr. p. 72; — Hofmeister, vergl. Unters. 99 und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 286; — Sanio in Bot. Zeit. 1856, p. 181; 1857, p. 659.

4) v. Mohl, verm. Schr., p. 321.

an der Spitze; an Gliederzellen nahe unter der oberen Scheidewand oder in der Mitte der Seitenwand. Häufig erscheint dann die Zellhaut an dem Orte der künftigen Durchlöcherung zur Papille ausgestülpt, und diese Papille ist erfüllt mit der farblosen Flüssigkeit, welche die zu Schwärmsporen sich zusammenziehenden Portionen des protoplasmatischen Zelleninhalts während der Zusammenziehung ausscheiden. So bei Saprolegnia prolifera[1]), Cladophora glomerata, Chaetomorpha aerea[2]), bei Peronospora infestans und Umbelliferarum[3]); in besonders ausgebildeter Weise bei Chroolepus aureum var. tomentosum[4]) und Chroolepus lageniferum[5]). Auch Mutterzellen von Schwärmsporen, die ihren gesammten protoplasmatischen Inhalt unzerklüftet durch eine enge Oeffnung der Haut ausstossen, worauf dieser Inhalt ausserhalb der Zellmembran zu Schwärmsporen sich fractionirt, zeigen ähnliche Erscheinungen: die Mutterzellen der Zoosporen von Pythium proliferum[6]), die keimenden Conideen von Peronospora densa und P. macrocarpa[7]). Noch augenfälliger ist an den Mutterzellen der Eysporen das Verhältniss der Durchbohrungsstelle der Zellhaut zu einer an der Innenfläche der Membran sich bildenden Anhäufung von farbloser, und bei Vaucheria und Oedogonium deutlich schleimiger Flüssigkeit, die aus den zum Keimbläschen (zur Oosphärie) sich zusammenziehenden protoplasmatischen Zelleninhalte ausgestossen wird. So die Entstehung des einen Loches in der Zellhaut der Oogonien bei Vaucheria sessilis[8]), bei Oedogonium und Bulbochaete[9]); und der vielen Löcher auf den Oogonien der Saprolegnia prolifera[10]). — Diese zahlreichen übereinstimmenden Fälle machen es wahrscheinlich, dass der Contact jener Flüssigkeit, die aus dem protoplasmatischen Inhalt einer Zelle stammt, auf die Membran der Zelle erweichend und auflösend wirke. Eine derartige Wirkung eines Protoplasma ist unzweifelhaft bei dem Eindringen der Schwärmsporen des Rhizidium confervae glomeratae in das Innere lebendiger Zellen der Cladophora glomerata. Die kugeligen, primordialen Schwärmsporen setzten sich an der Aussenfläche von Zellen der Nährpflanze fest. $1\frac{1}{2}$—2 Stunden nachher wird unter der Anheftungsstelle der Spore im Innern der Confervenzelle ein Tropfen von Protoplasma sichtbar, dem ähnlich, aus welchem die Schwärmspore besteht. Die ausserhalb der Membran anhaftende Schwärmspore nimmt an Grösse ab, die innerhalb der Cladophoramembran befindliche Protoplasmamasse an Grösse zu; das eine charakteristisch gestaltete Inhaltskörperchen (Körnchen), welches jede Schwärmspore enthält, tritt aus jener in diese über: kein Zweifel, dass die nackte, protoplasmatische Substanz der Schwärmspore in das Innere der Zelle durch einen engen, die Zellwand durchbohrenden Kanal einwandert, welcher der starken Krümmung der dicken Zellmembran wegen indess nicht mikroskopisch erkannt werden konnte[11]). Dabei bleibt keine leere Zellhaut der Rhizidiumspore an der Cladophorazelle: es ist eine hüllenlose Protoplasmamasse, deren Berührung die Zellmembran der Conferve durchlöchert. Ganz ähnlich sind die Vorgänge beim Eintritt der Schwärmer von Monas parasitica in vegetirende Spirogyrazellen, nur dass hier der Zusammenhang des eingedrungenen Theiles mit dem noch ausserhalb der Zelle befindlichen deutlich erkannt werden kann[12]). Die Schwärmsporen des Synchytrium Taraxaci durchbohren die Aussenwand der Epidermiszellen junger Blätter des Taraxacum officinale in ähnlicher Weise und treten vollständig in deren Innenräume, ohne auf der Aussenfläche eine Spur einer entleerten Zellhaut zurück zu lassen; auch sie sind hüllenlose Protoplasmamassen[13]). — Trifft das Ende einer in lebhaftem Spitzenwachsthum begriffenen Zelle auf eine Zellhaut, so wird dadurch häufig eine örtliche, auf die Berührungsstelle beschränkte Ver-

---

1) Pringsheim in N. A. A. C. L. 23, 1, p. 404.
2) Thuret in Ann. sc. nat. 3. Sér. 14, p. 224. 3) De Bary in Ann. sc. nat. 4. S. 20, p. 10.
4) Caspary in Flora 1858, p. 380. 5) Hildebrand in Bot. Zeit. 1861, p. 82.
6) De Bary in Pringsh. Jahrb. 2, p. 182. 7) De Bary in Ann. sc. nat. 4. S. 20, p. 37.
8) Pringsheim, Monatsbericht Berl. Akad. 1855, März.
9) Derselbe in dessen Jahrb. 1, p. 29.
10) Derselbe in N. A. A. C. L. 23, 1, p. 421, Jahrb. 1, p. 291.
11) Cienkowski in Bot. Zeit. 1857, p. 235. 12) Derselbe in Pringsh. Jahrb. 1, p. 372.
13) De Bary und Woronin in Berichten naturf. Ges. Freiburg. Bd. 3, H. 2, p. 14.

flüssigung und Durchbohrung der getroffenen Membran hervorgerufen. — Die aus den keimenden Sporen der Peronosporeen, Ustilagineen und Uredineen durch Spitzenwachsthum der innern Zellmembran sich entwickelnden Keimschläuche durchbrechen die Membranen von Epidermiszellen der specifischen Nährpflanzen und dringen so in deren innere Gewebe[1]). — Die in Intercellularräumen verlaufenden fädlichen vegetativen Zellen der Peronosporeen treiben kurze seitliche Ausstülpungen, welche die Wände der angränzenden Zellen durchbohren, eine kurze Strecke weit in deren Innenraum dringen, und an den Enden kugelige Anschwellungen, die sogen. Haustorien bilden[2]). — Die Membransubstanz dickwandiger Zellen todter Gewebe höher organisirter Pflanzen wird häufig von Pilzfäden nach den verschiedensten Richtungen durchsetzt. In Holz- und Bastzellen wachsen solche Fäden oft auf weite Strecken hin im Innern der Wand, deren Flächen parallel in tangentalschiefer Richtung, innerhalb der Streifen geringster Dichtigkeit der Wandsubstanz verlaufend und von hier aus stellenweise bald mehr, bald weniger von dieser Substanz verbrauchend, so dass durch die Pilzvegetation innerhalb der Zellwände schräge Reihen von langgezogenen Hohlräumen gebildet werden, welche vermittelst enger Verbindungskanäle communiciren[3]). — Auch bei Gewächsen sehr zusammengesetzten Baues zeigen gewisse Zellen ähnliche Eigenschaften. Wenn Cuscuta major C. Bauh. Stängel von Impatiens Balsamina umschlingt, so dringen die Adventivwurzeln des Parasiten, welche an den Umschlingungsstellen reihenweise entstehen, zunächst nur zu geringer Tiefe in das Rindengewebe der Nährpflanze. Dann verlängern sich die Aussenwände der oberflächlichen Zellen der Enden dieser Wurzeln zu Wurzelhaaren, welche die Wände von Parenchymzellen der Nährpflanze durchbrechen, in deren Gewebe weithin strahlend von Zelle zu Zelle sich verbreiten, ohne dass Lagerung des Zelleninhalts, Färbung des Chlorophylls der so durchbohrten Zellen der Nährpflanze eine merkliche Beeinträchtigung erleiden. — Keimbläschen von Phanerogamen mit durch wiederholter Zweitheilung des ganzen Embryosackraumes sich bildenden Endosperm, welche zu sehr langen Vorkeimen sich strecken, verhalten sich ebenso gegen Endospermzellen, auf welche sie während ihres Wachsthums treffen. Liegt dem cylindrischen Schlauche, zu welchem das befruchtete Keimbläschen auswächst, eine scheibenförmige, den Embryosack quer durchsetzende Zelle des Endosperms vor, so wächst jener Schlauch quer durch diese hindurch, ganz wie ein Wurzelhaar von Cuscuta durch eine Parenchymzelle von Impatiens. So z. B. sehr anschaulich bei Monotropa Hypopitys[4]) und bei den Campanulaceen[5]).

Die Verflüssigung der Zellwände ganzer Gewebsmassen ist ein im Gebiete der Fructification weit verbreiteter Vorgang. Auf ihm beruht die Verdrängung der inneren Schichten aus radial gestreckten Zellen der Antherenwände der Phanerogamen durch den Pollen, die Verdrängung des übrigen Inhalts der Makrosporangien der Gefässkryptogamen mit zweierlei Sporen durch die Makrosporen; die eines Theiles oder des ganzen Zellgewebes des Eykerns der Phanerogamen durch den

---

1) De Bary in Ann. sc. nat. 4. Sér. Bot. 20, p. 5; Tf. 1—13. — Ein besonders bequemes Demonstrationsobject sind die auf Haaren des Blattrandes von Sempervivum keimenden Sporen des Endophyllum Sempervivi Lev.; vgl. a. a. O., Tf. 12, f. 2, 3.

2) Vgl. de Bary a. a. O., Tf. 1, f. 10; Tf. 2, f. 21.

3) Schacht in Pringsh. Jahrb. 3, p. 442. — Dass Schacht auch die ähnlich gestalteten Unterbrechungen der Wandverdickung in den Bastzellen von Caryota und anderer Palmen auf die Zerstörung durch Pilze zurückführen will, halte ich aus den S. 177 bereits angeführten Gründen für nicht gerechtfertigt. Es besteht übrigens auch ein beträchtlicher äusserer Unterschied des Aussehens zwischen einer von Pilzfäden durchfressenen Bastzelle von Dracaena Draco, deren Höhlungen der Wand von unregelmässigster Gestalt sind, und den Bastzellen von Caryota urens mit regelmässig polyedrischen Hohlräumen, innerhalb deren freilich auch Pilzfäden kriechen können.

4) Hofmeister, Entst. d. Embryo, Tf. 12, f. 11—15.

5) Derselbe, Abh. Sächs. G. d. W. 6, Tf. 26.

Embryosack. — Auch bei Differenzirung der verschiedenen Gewebe der Fruchtkörper von Fleischpilzen spielt die Verflüssigung der Zellwände umfangreicher, durch zwei annähernd parallele und concentrische Ebenen begränzter Parthieen des bis dahin zusammenhängenden Filzgewebes eine hervortretende Rolle. Der Hut der Amaniten, der Hut und dessen Stiel bei Phallus z. B. sondern sich von der umhüllenden Volva, indem eine beide trennende Schicht des zuvor gleichartigen Gewebes zu Gallerte erweicht, die endlich grösstentheils von Regen weggewaschen wird. — Die inneren Membranschichten der Endospermzellen von Samen mit sehr dickwandigem Endosperm werden während der Keimung des Embryo allmälig, von den Berührungsflächen der Gewebe aus fortschreitend verflüssigt und ihre Substanz zum Wachsthum der Keimpflanze verwendet. So z. B. bei Phoenix dactylifera und anderen Palmen, bei den Liliaceen[1]. — Die völlige Ausfüllung einer Pflanzenzelle mit Gummi oder einem nahe verwandten Stoffe führt ebenfalls häufig zur Auflösung ihrer Membran.

Die Gummigänge im Parenchym von Stämmen, Blättern und Wurzeln der Marattiaceen sind ursprünglich Reihen über einander stehender grösserer Zellen, welche, nachdem sie mit Gummi sich füllten, durch Verflüssigung der trennenden Wände verschmelzen[2]. Den gleichen Entwickelungsgang zeigen die Gummigänge von Cycas revoluta. Auch die Entwickelung des Kirschgummi scheint unter den nämlichen Gesichtspunkt zu fallen. Die gummiähnliche Substanz tritt vielfach zuerst als Zelleninhalt auf. So namentlich in noch dünnwandigen Zellen jungen Holzparenchyms, das vor Kurzem erst durch die Thätigkeit des Cambium gebildet wurde. Wahrscheinlich erfolgt die Anlegung aller gummihaltigen Hohlräume des Gewebes durch die Verflüssigung der Membranen der Zellen solcher Gruppen. Ist einmal eine grössere Anhäufung von Gummi in einer Höhlung des Holzes oder der Rinde gebildet, so greift die Umsetzung der Membranen der benachbarten Gewebe zu Gummi von da aus rasch um sich; die structurlose halbflüssige Gummisubstanz wirkt sichtlich als ein Lösungsmittel auf die Häute der angränzenden Zellen (S. 215). Muthmaasslich verhält es sich ebenso mit der Bildung des Mimosengummi. Die Auffindung theilweise desorganisirter, in Gummi übergehender Gewebspartheen in den Rinden von Acacien[3] beweist noch nicht die alleinige Entstehung des Gummi aus der Substanz von Zellwänden. Auch bei Bildung der Caudiculae und Retinaculae der Ophrydeen tritt ein viscinartiger Körper zunächst in Form zahlreicher kugeliger Tropfen im Innern der Zellen desjenigen Gewebes auf, das weiterhin zur Caudicula oder zum Retinaculum sich umwandelt. Bei weiterer Entwickelung geht der zellige Bau dieser Gewebegruppen völlig verloren. An ihrer Stelle finden sich structurlose Massen aus elastischer, kautschukähnlicher Substanz[4]. Auch im Fruchtfleische der Mistel folgt auf die Füllung der Zellen mit Viscintropfen eine theilweise Auflösung der Zellwände[5]. Gewiss, dass in allen diesen Fällen die Substanz der aufgelösten Zellwände, theilweis wenigstens, in die des Gummis oder des Viscins übergeht. Aber es ist ein nicht zutreffender Ausdruck, dass Gummi oder ein ähnlicher Stoff durch Desorganisation von Zellmembranen entstehe, dass Gummi durch Umwandlung der Zellwände erzeugt werde, wie Karsten[6] und Wigand[7] wollen. In allen Fällen des Vorkommens von Gummi u. s. w. in durch Zerstörung von Zellgewebe entstandenen Räumen, welche die Beobachtung der Entwickelungsgeschichte gestatten, treten jene Stoffe zuerst als Inhalt von Zellen auf, und nach ihrem Auftreten erst beginnt die Verflüssigung der Wände sie einschliessender Zellen. Der Vorgang ist somit etwas verschieden von der Umbildung der Zellstoffhaut zu Gallerte, wie sie in Oberhautzellen von Samen und Perikarpien, oder in Mark und Markstrahlen der Traganth liefernden Astragalen stattfindet.

---

1) Sachs in Bot. Zeit. 1862, p. 241. 2) Karsten, Vegetationsorg. der Palmen, p. 133.
3) Wigand in Pringsh. Jahrb. 3, p. 144.
4) Schleiden, Grundz. 2. Aufl. 2, p. 302; Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W., 7, p. 652.
5) Schleiden a. a. O. 1, p. 194. 6) Bot. Zeit. 1857, p. 313. 7) Pringsh. Jahrb. 3, p. 115.

Vielfältig kommt auf späteren Entwickelungsstufen von Zellen die Verflüssigung der äussersten Schicht einer Zellhaut vor, welche zuvor in ihrer ganzen Masse fest und unlöslich war. Auf diesem Vorgang beruht, unmittelbar oder mittelbar, alle Vereinzelung von Zellen, die zuvor mit anderen im parenchymatischem Verbande standen. So die Trennung der einzelnen vegetativen Zellen von einzelligen Algen, z. B. von Conjugaten in allen deren Typen, die dabei auftreten. Bei den grösseren Diatomeen in der Weise, dass das durch Contraction der Hälften des protoplasmatischen Inhalts zu Tochterzellen entleerte Mittelstück der Mutterzellenmembran (S. 99) relativ spät aufgelöst wird. Bei den Desmidieen durch Verflüssigung der Mittellamelle der gemeinsamen Scheidewand, welche bei der Theilung der Mutterzelle in deren Aequator sich bildete; eine Verflüssigung, die bei den einzeln lebenden Formen, wie Micrasterias, Cosmarium, Closterium sehr früh und regelmässig eintritt bei den zu Fäden vereinigten, wie Desmidium, Didymoprium, Hyalotheca nur spät und gelegentlich (normal nur beim Herannahen der Copulation); im letzteren Falle sehr deutlich von der theilweisen oder vollständigen Auflösung der zu Gallerte gequollenen äussersten Schicht der Membran (S. 217) begleitet. Bei dem als pathologischer Vorgang eintretenden Zerfallen der Zygnemaceenfäden in die einzelnen Zellen endlich entweder nach gesteigertem Flächenwachsthum der beiden Hälften der gemeinsamen Querwände, welches zur Spaltung dieser Wände in zwei Lamellen und zur kreisfaltenförmigen Einstülpung jeder solchen Lamelle in den Zellraum führt [1]), durch Verflüssigung der freien Seitenwände bis an die Gränze der Trennung der Querwände, oder durch Auflösung zweier kappenförmig eine kurze Strecke auf die freien Seitenwände übergreifenden Lamellen der Querwände, welche jederseits der nicht sich verflüssigenden Mittellamelle angränzen (S. 190).

d. Permeabilität der Zellmembran.

Wie alle imbibitionsfähigen Körper überhaupt, lassen auch die Häute der Pflanzenzellen dieselben Flüssigkeiten, welche sie zu imbibiren vermögen, durch sich hindurchtreten, wenn auf die Flüssigkeit eine pressende oder anziehende Kraft wirkt. Die Imbibitionsfähigkeit der Membran bedingt ihre Durchlässigkeit; die Zellhaut ist permeabel, weil und insofern sie imbibitionsfähig ist. Flüssigkeiten, welche leicht imbibirt werden, filtriren und diosmiren rasch (z. B. Wasser, ätherische Oele); Flüssigkeiten zu denen die Membransubstanz mindere Affinität hat, weit schwieriger (z. B. concentrirtere Lösungen von Gummi, Eyweiss); — solche Flüssigkeiten, welche die Membran nicht imbibirt, können durch unverletzte Zellhäute nicht hindurchgepresst werden (z. B. Quecksilber).

Möge die Form der festen, für Wasser undurchdringlichen Theilchen der Membran (S. 229) sein, welche sie wolle, so werden die zwischen die festen Membranpartikel gelagerten Wasserschichten da, wo drei oder mehrere der Wasserhüllen einander berühren, dicker sein als da, wo nur zwei derselben zusammenstossen. Es werden hier zwischen den festen Partikeln Flüssigkeitssäulchen verlaufen, welche, weil von den Aussenflächen jener festen Theilchen relativ ferner, in minderem Grade von der Massenanziehung derselben getroffen werden, als die Flüssigkeit zweier unmittelbar an einander gränzender Wasserhüllen. Jene Flüssigkeitssäulen bilden im Grossen und Ganzen nothwendig ein durch die Dicke und Fläche der Membran verzweigtes zusammenhängendes Maschenwerk; ein endloses Netz. Wird nun die eine Fläche der Membran, welche von einer Flüssigkeit vollständig imbibirt ist, von einer Masse der nämlichen Flüssigkeit berührt, die sich unter einem allmälig steigenden Drucke befindet, so wird nach Erreichung eines bestimmten Maasses dieses auf die Imbibitionsflüssigkeit der Membran sich übertragenden Druckes derselbe die Anziehung der festen Membranpartikel zu der Flüssigkeit überwiegen: zunächst selbstredend an den Stellen geringster Anziehung zwischen den beiden Körpern, also in jenen Flüssigkeitssäulen, in jenem System verzweigter Räume, die den Commis-

[1]) Schleiden in Wiegmann's Archiv 5, 1839, 1, p. 286; verm. Schr., p. 79.

suren von mehr als zwei Wasserhüllen entsprechen. Die Flüssigkeit dieser Säulen setzt sich in Bewegung. Neue Flüssigkeit tritt aus der unter Druck befindlichen Flüssigkeitsmenge als Ersatz für die in Bewegung gerathene zwischen die festen Theilchen der Membran ein. Im Endresultat rückt die bewegte Imbibitionsflüssigkeit nach der von der pressenden Flüssigkeit nicht benetzten Membranfläche hin. Aus dieser Membranfläche tritt die Flüssigkeit schliesslich aus: sie filtrirt durch die Membran. Die Schnelligkeit dieser Bewegung, mit anderen Worten die Menge der in der Zeiteinheit durch die gleiche Membranfläche filtrirenden Flüssigkeit einer und derselben Art wächst mit dem Drucke, unter welchem die filtrirende Flüssigkeit steht. Steigt dieser, so ist es eine Flüssigkeitssäule grösseren Querschnitts, innerhalb deren er die Anziehungskraft der festen Theilchen auf die Imbibitionsflüssigkeit überwiegt. Bei gleich bleibendem Drucke wird jene Schnelligkeit wesentlich bedingt von der Beweglichkeit der Flüssigkeitstheilchen. Nimmt die Cohäsion der Flüssigkeitstheilchen zu, wird die Viscosität der Flüssigkeit grösser, so verlangsamt sich die Filtration und umgekehrt. Wasser filtrirt bei niederer Temperatur langsamer als bei höherer.

Wird eine trockene oder nicht mit Wasser gesättigte Membran mit der wässerigen, neutralen oder nur sehr schwach sauern oder basischen Lösung einer Substanz in Berührung gebracht, auf welche die festen Theilchen der Membran mindere Anziehung üben, als auf Wasser (z. B. mit der Lösung von Zucker, Gummi, schwefelsaurem Kali, kohlensaurem Ammoniak), so entzieht die Membran der Lösung einen Theil ihres Wassers. Die Lösung wird concentrirter, während die Membran mit einer Lösung geringerer Concentration sich tränkt. — Geräth eine derartige Flüssigkeit, welche einseitig der imbibirten Membran angränzt, unter Druck, so ist die aus der anderen Fläche der Membran zunächst ausgetriebene Imbibitionsflüssigkeit von geringerer Concentration, als die pressende und filtrirende Flüssigkeit. Indem die Pressung der filtrirenden Lösung der Imbibitionsflüssigkeit in den weitesten Interstitien der festen Theilchen zunächst innerhalb einer äusserst dünnen, ihr unmittelbar angränzenden Schicht der Membran in Bewegung setzt, macht sie dieselbe für ein äusserst kleines Zelltheilchen ärmer an Imbibitionsflüssigkeit. Die Membran bestrebt sich, neue Flüssigkeit zu imbibiren. Dies geschieht in ähnlicher Weise, wie zu Beginn der Imbibition: sie entzieht der angränzenden Lösung eine relativ wasserreichere Flüssigkeit. Das Gleiche wiederholt sich stetig in den weiter nach Aussen gelegenen Schichten der Membran, und so bleibt fort und fort das Filtrat von geringerer Concentration, als die filtrirende Flüssigkeit[1]). Unter übrigens gleichen Verhältnissen ist die Differenz der Concentration der filtrirenden Lösung und des Filtrats grösser bei geringerer Concentration der ersteren, sowie bei geringerem Drucke, bei höherer Temperatur[2]).

Ist die Membran an ihren beiden Flächen von verschiedenen, unter sich mischbaren Flüssigkeiten begränzt, deren eine oder die beide von der Membran imbibirt werden können, so erfolgt eine Mengung der Flüssigkeiten mittelst Diffusion einer oder beider derselben durch die Membran hindurch. Die Mengung geschieht vielfach schon innerhalb der weitesten Stellen der Interstitien der festen Theilchen, dafern die Anziehungskraft der Flüssigkeiten zu einander die Massenattraction der festen Partikel auf die ihnen fernsten Theilchen der Flüssigkeitshüllen überwiegt — welche Hüllen selbst verständlich zunächst rein aus derjenigen der beiderlei Flüssigkeiten sich bilden, zwischen welcher und den festen Partikeln der Membran die stärkere Anziehung besteht. Die zweite Flüssigkeit nimmt, ihre Mengbarkeit in jedem Verhältnisse mit der ersten vorausgesetzt, an der Bildung der Hüllen nur dann Theil, wenn auch sie von der Membran ohne Zerlegung imbibirt wird, und auch dann nur in zweiter Reihe. Indem die festen Partikel die stärker angezogene Flüssigkeit rascher an sich reissen, umhüllen sie sich zunächst mit dieser, weiterhin erst mit der anderen. Jede Hülle besteht dann aus einer Aufeinanderfolge von Flüssigkeitsschichten, die dicht an dem festen Substanzkern rein aus der stärkst an-

1) Von Wilib. Schmidt für thierische Membranen festgestellt: Poggend. Ann. 99, p. 37; von mir auch für vegetabilische Zellhäute ermittelt: Berichte Sächs. G. d. W. 1857, p. 158.

2) Wilib. Schmidt, Poggend. Ann. 104, p. 358.

gezogenen Flüssigkeit gebildet sind, und von diesen je ferner eine um so beträchtlichere Beimengung der zweiten Flüssigkeit enthalten. An den Gränzflächen der Membran mit einer der beiden Flüssigkeiten stehen die aus beiden Flüssigkeiten gemengten äussersten Schichten der Hüllen mit einer der reinen Flüssigkeiten in directer Berührung. Die Anziehung beider Flüssigkeiten zu einander ist grösser, als die in den weitesten Interstitien der festen Membranpartikel zwischen diesen und einer der Imbibitionsflüssigkeiten bestehende. Somit diffundirt aus den äussersten Hüllen ein Theil der ersten Flüssigkeit in die zweite, deren ganze Masse ihr angränzt. Ein Gemengtheil der Hülle geht verloren; für ihn tritt ein Theil der zweiten Flüssigkeit in die Hülle ein. Es entsteht eine Differenz zwischen der Zusammensetzung der äussersten Flüssigkeitshülle, und der von Innen zunächst ihr angränzenden. Die Differenz gleicht zum Theil sich aus durch Uebertritt eines Theils der ersten Flüssigkeit von der nächstinneren zu der äusseren Hülle. Dadurch pflanzt die Differenz sich fort, und zwar stetig, nach allen Richtungen. Die Flüssigkeitshüllen ergänzen den Verlust, den sie durch Abgabe der einen oder anderen Imbibitionsflüssigkeit an andere Hüllen, oder an die angränzende Flüssigkeitsmasse verlieren, in letzter Instanz aus der entgegengesetzten Flüssigkeitsmasse. Mit anderen Worten: die Membran wird von diosmotischen Strömen durchzogen, die beiderlei Flüssigkeiten diffundiren durch dieselbe; diejenige, welche von der Membran leichter imbibirt wird, rascher und in grösserer Menge. Wenn z. B. eine mit Wasser durchtränkte Membran reines Wasser und eine Zuckerlösung scheidet, so sind die festen Membranpartikel zunächst von Wasserhüllen umgeben. Die Zuckerlösung ist bestrebt, einen Theil dieses Wassers an sich zu reissen; das Wasser strebt, Zuckertheilchen in sich aufzunehmen. Beides gelingt am Ersten an den Orten grösster Distanz zwischen den festen Partikeln der ihr zunächst angränzenden Membranschicht. Hier wird eine (zunächst äusserst niedere) Säule aus Zuckerlösung zwischen die Umhullungen aus Imbibitionswasser eingeschoben, die in ihrer Achse nur wenig hinter der Concentration der ausserhalb der Membran befindlichen Lösung zurücksteht, nach den Partikeln fester Substanz hin aber von einer Aufeinanderfolge von Schichten rasch abnehmender Concentration umhüllt ist, mit deren letzter sie an das reine Wasser der Hüllen gränzt. Solche Säulen aus Zuckerlösung verbreiten sich durch die weitesten Interstitien der festen Partikel bis zur anderen Fläche der Membran hin, mit dem diese benetzenden Wasser an ihren Endflächen in unmittelbare Berührung tretend. Diesen Ausmündungsstellen der von Zuckerlösung erfüllten verzweigten Kanäle der Membran entzieht das freie Wasser einen Theil ihres Inhalts, einen Theil seiner eigenen Masse dafür hergebend. — Auch innerhalb der die Membran durchziehenden Kanäle erfolgt Substanzaustausch an den Gränzen der beiderlei Flüssigkeiten, der Wandschicht aus Wasser, der axilen Säule aus Zuckerlösung, sobald eine Störung des momentan vorhandenen Gleichgewichts zwischen der Anziehung der festen Wandsubstanz zum Wasser einerseits, der Zuckerlösung zum Wasser andererseits eintritt. Solche Störungen aber müssen sich stetig, in jedem kleinsten Zeitabschnitte wiederholen, da die Wandpartikel bestrebt sind, die verminderte Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen wieder herzustellen, und da das Material zu dieser Ergänzung in dem die eine Fläche der Membran berührenden Wasser in reichlichster Menge ihnen dargeboten ist. So entsteht ein den Wänden der Kanäle entlang sich bewegender Strom von Wasser, der von der freien Wassermasse gegen die Zuckerlösung gerichtet ist; und ein axiler Strom von Zuckerlösung, der in der entgegengesetzten Richtung sich bewegt. Letzterer ist nothwendig von geringerer Mächtigkeit, als der erstere. Es tritt erheblich mehr Wasser zur Zuckerlösung, als umgekehrt. Die Zuckerlösung nimmt an Volumen zu bis zur Erreichung vollkommener Ausgleichung der Zusammensetzung der Flüssigkeiten auf beiden Seiten der Membran. Befindet die Zuckerlösung sich in einem geschlossenen Raume, so geräth sie in endosmotische Spannung. Der Ausgleich des Gehalts der inner- und ausserhalb der Membran befindlichen Flüssigkeiten an Zucker wird dann beschleunigt durch die Filtration eines Theils der eingeschlossenen Lösung, welche in Folge jener Spannung eintritt. — Ist die Anziehung zwischen der einen Flüssigkeit und der Membransubstanz sehr gering oder gar Null, so geht die Diffusionsströmung lediglich von der leicht zu imbibirenden zu der anderen, und ist von keiner umgekehrten begleitet. Wenn eine Kautschukmembran Wasser und Alkohol scheidet, so tritt

nur Alkohol zu dem Wasser; das Wasser aber welches den Kautschuk nicht zu benetzen und tränken vermag, tritt nicht zum Alkohol über. Wird Lösung von Hühnereyweiss oder von arabischem Gummi durch eine vegetabilische Membran (Schnitte aus dem Marke von Aralia papyrifera, sogen. Reispapier) von reinem Wasser geschieden, so geht nur Wasser zum Gummi oder Eyweiss über, kein Eyweiss oder Gummi zum Wasser, dafern während der Diffusion der hydrostatische Druck der einen Flüssigkeit auf die andere durch Regulirung des Niveaus beider ausgeschlossen wird[1]).

Filtration und Diffusion wasserhaltiger Flüssigkeiten vollziehen sich um so schneller, je grösser die Anziehung zwischen Flüssigkeit und Membran ist. Die Membran ist um so permeabler, je mehr Imbibitionsflüssigkeit sie enthält. Lösungen indifferenter organischer Substanzen, wie Gummi, Zucker, Eyweiss, entziehen einer völlig mit Wasser durchtränkten Membran einen Theil ihres Imbibitionswassers. Dadurch werden die von Flüssigkeit erfüllten Interstitien der festen Membrantheilchen verkleinert, die Durchlässigkeit verringert. Alle diese Substanzen filtriren schwieriger, als Wasser. Die Fähigkeit zur Imbibition von Wasser, welche lebende Zellhäute besitzen, sinkt sehr bedeutend, wenn dieselben ausgetrocknet werden. Mit dieser Verringerung der Capacität für Wasser ist eine sehr beträchtliche Abnahme der Permeabilität verknüpft. Aus den im Herbst blossgelegten vertrockneten Schnittflächen von Aststümpfen der Rebstöcke tritt im nächsten Frühling selbst dann kein Saft, wenn der Holzkörper der Pflanze von Flüssigkeit strotzt, die unter einem Drucke von mehr als einer Atmosphäre steht. — Ein Stück eines 4jährigen Kiefernastes, 43 Mill. lang, von 11,5 Mill. Durchmesser, liess bei constantem Drucke einer Wassersäule von 330 Mill. in jeder Stunde 10,6 Cub. CM. Wasser durchfiltriren. Die Durchlässigkeit desselben Aststücks nahm nur wenig ab, nachdem dasselbe 15 Minuten lang gekocht worden war. Auch dann noch filtrirten pr. Stunde 8,6 Cub. CM. Nachdem das Holzstück 4 Monate gelegen hatte und ausgetrocknet war, wurde sämmtliche Luft in dessen Innerem durch anhaltendes Kochen ausgetrieben. Jetzt filtrirten, unter übrigens den früheren ganz gleichen Umständen, pr. Stunde nur noch 1,6 Cub. CM. Wasser[2]).

Die Permeabilität verschiedenartiger pflanzlicher Membranen, insbesondere diejenige verschiedener Zellwände des nämlichen Individuum, ist höchst ungleich. **Es ist ein weit verbreitetes Vorkommen, dass Zellen mit sehr verschiedenartigem, mischbaren und der Imbibition durch Zellhäute fähigem flüssigen Inhalte in lebenden Pflanzen unmittelbar an einander gränzen.**

So ist der Inhalt der grossen Zellen von Urticaceen und Acanthaceen, welche Cystolithen enthalten (S. 180), nothwendig neutral oder schwach alkalisch, da diese Flüssigkeit Krystalldrusen von kohlensaurem Kalke angränzt, ohne dieses Salz zu zersetzen. Die Inhaltsflüssigkeit der benachbarten chlorophyllhaltigen Zellen reagirt dagegen deutlich sauer[3]). Sie löset (bei Ficus elastica) den kohlensauren Kalk theilweise oder gänzlich, wenn sie, an Durchschnitten durch die Blätter auf dem Objectträger diffundirend, an die Cystolithen tritt. — Die bläschenförmigen Haare des Mesembryanthemum crystallinum enthalten einfach kohlensaures Kali in Lösung; das Parenchym des Stängels und der Blätter ist von saurer Flüssigkeit durchtränkt und erfüllt[4]). — Die Leitzellen der Gefässbündel enthalten alkalische Flüssigkeit, deutlich nachweisbar in allen Fällen, wo der Querschnitt der Gruppen von Leitzellen gross genug ist, um beim Abdruck eines Pflanzendurchschnitts auf geröthetes Lackmuspapier ein erkennbar grosses Bild zu geben (z. B. beim Kürbis in Stängel, Blatt und Frucht); der Saft des umgebenden Parenchyms reagirt sauer[5]).

Quantitative Bestimmungen dieser Unterschiede der Permeabilität liegen bis jetzt nicht vor. — Die eine Thatsache mag hier erwähnt werden, dass eine sehr dünne, aus nur 4—5 Zellen-

---

1) Hofmeister a. a. O., p. 137. 2) Derselbe, Flora 1862, p. 138.
3) Payen mém. s. la comp. d. vég. 82. 4) Derselbe a. a. O., p. 101.
5) Sachs in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 24.

lagen bestehende Korkschicht (Stück der Schale einer dünnschaligen jungen Kartoffelknolle) zu einer concentrirten Lösung von Zucker oder Gummi kein Wasser treten lässt; und dass bei einem Drucke von 800 Mill. Quecksilber kein Wasser durch sie filtrirt.

Der endosmotisch wirksame Inhalt von Hohlräumen mit permeablen Wänden (Zellen) lebender Pflanzen wird durch Flüssigkeitsaufnahme nothwendig in Spannung versetzt — eine Spannung, deren Höhe durch das Verhältniss der Durchlässigkeit der Membranen für Filtrationsströme zu derjenigen für eintretende Diffusionsströme bedingt wird. — Die directe Messung dieser Spannung stösst auf zur Zeit unübersteigliche Schwierigkeiten. Die Anwendung lebender einfacher Zellmembranen zu endosmometrischen Bestimmungen ist kaum ausführbar, der Kleinheit der Zellen halber. Die Verwendung von dünnen Durchschnitten lebender Gewebe aus fest an einander geschlossenen Zellen ist unthunlich, der geringen Cohäsion solcher Platten aus Zellgewebe unter einander wegen. Nach Erreichung einer mässigen Druckhöhe tritt Zerreissung ein (so z. B. an Platten, die längs aus Runkelrüben geschnitten sind). Auch todte Flächen pflanzlichen Zellgewebes (Reispapier z. B.) werden bald löcherig, wenn sie irgend höherem Drucke ausgesetzt und so mechanisch gedehnt werden. Vieles aber spricht dafür, dass unter Umständen, trotz geringer Concentration der Inhaltsflüssigkeit von Zellen, jene Spannung eine bedeutende Höhe erreichen kann (vgl. § 32)[1].

Dass Gase durch pflanzliche Zellmembranen diffundiren, welche Flüssigkeiten imbibirt haben, in denen diese Gase löslich sind, ist selbstredend. Wie sich Gase zu völlig trockenen vegetabilischen Zellmembranen verhalten, ist noch nicht experimentell festgestellt; für die Pflanzenphysiologie auch nicht von praktischer Bedeutung, da alle lebendigen Zellhäute Imbibitionswasser enthalten.

§ 30.

Chemische Constitution pflanzlicher Zellhäute.

Die Zusammensetzung der neu gebildeten, erhärteten Zellhaut unterscheidet sich von derjenigen der protoplasmatischen Substanz der Primordialzelle, an deren Aussenfläche die Membran entsteht, in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle durch die Abwesenheit von Stickstoffverbindungen. Im Gegensatze zu dem stets eyweissartige Stoffe enthaltenden Protoplasma besteht die junge Zellhaut aus einem stickstofffreien Körper. — Die Beobachtung hat gezeigt, dass jugendliche vegetabilische Membranen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, den letzteren beiden Elementen in den nämlichen Verhältnissen, wie sie bei der Entstehung von Wasser zusammentreten, gebildet sind; dass die Substanz der jugendlichen Zellwände aus einem sogenannten Kohlenhydrate besteht. Diese Substanz führt den Namen der Cellulose. Ihre Zusammensetzung lässt sich durch die Formel $C_6H_{10}O_5$ ausdrücken. Sie ist isomer dem Amylum, Inulin, Gummi, Dextrin; charakterisirt durch ihre Unlöslichkeit in kaltem wie siedendem Wasser.

---

1) Es liegt nicht im Plane dieses Buches, die weitläufige Literatur der Diffusionsvorgänge hier zu erörtern. Ich verweise auf die gedrängte Darstellung in Fick's medic. Physik, p. 19 ff.

Diese Thatsache ist festgestellt durch Untersuchungen Payen's, welche seit 1884[1] erschienen sind. Bestätigt wurden sie durch Fromberg und Baumhauer[2]) u. v. A. Payen erhielt diese Resultate aus der Analyse jugendlicher Pflanzentheile, welche abwechselnd wiederholt mit sehr verdünnter Salzsäure, mit reinem Wasser, und mit Ammoniak, darauf mit Alkohol und Aether gewaschen, endlich bei 100° C. im luftleeren Raume getrocknet wurden. Er untersuchte unbefruchtete Eychen von Amygdalus communis, Pyrus Malus, Helianthus annuus, das Fruchtmark von Cucumis sativa, Mark 1—2 Monate alter Sprossen von Sambucus nigra, Baumwollenhaare, Samenhaare von Populus virginiana, Wurzelspitzen verschiedener Holzpflanzen, Mark der Aralia papyrifera (Reispapier, von welchem man zu jener Zeit irrthümlich glaubte, es stamme von Aeschynomene paludosa her), das Endosperm von Phytelephas macrocarpa. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass jene Waschungsmittel zwar den Zelleninhalt solcher Pflanzentheile entfernen, die Zellmembran aber nicht in merklichem Grade angreifen, aufschwellen oder lösen. Das Ergebniss war bei allen Untersuchungen Payen's und seiner Nachfolger das nämliche: eine Zusammensetzung der Membranen, die der oben angegebenen Formel entspricht[3]). — Es ist noch fraglich, ob die Regel, dass jugendliche vegetabilische Membranen aus Cellulose bestehen, allgemein durchgreifende Geltung hat. Zur Zeit fehlt es z. B. noch an Untersuchungen der chemischen Constitution der äusseren Membranen ganz junger Pollenkörner und Sporen.

Die Cellulose ist ohne Aenderung ihrer Zusammensetzung löslich in Kupferoxydammoniak (frisch gefälltem Kupferoxydhydrat oder kohlensaurem Kupferoxyd in Aetzammoniaklösung[4]). Der Auflösung geht beträchtliches Aufquellen voraus[5]). Durch Wasser, Säuren, Salze wird die gelöste Cellulose niedergeschlagen. Der Niederschlag besteht aus unmessbar kleinen Partikeln[6]).

Das Kupferoxydammoniak zersetzt sich leicht bei der Aufbewahrung, und wirkt nach begonnener Zersetzung nicht mehr lösend auf Cellulose. Um jederzeit eine wirksame Lösung zum Behufe mikroskopischer Demonstration zur Hand zu haben, ist es zweckmässig, Kupferfeilspäne mit Aetzammoniaklösung zu übergiessen und so aufzubewahren.

Geringe Modificationen der chemischen Zusammensetzung, welche durch Eintritt kleiner Mengen andrer Stoffe in chemische Verbindung mit der Cellulose hervorgerufen sind, beeinträchtigen deren Löslichkeit in und deren Imbibition von Kupferoxydammoniak, oder heben beide völlig auf. Werden solche Zellwände in den weiterhin zu schildernden Weise von den fremden Beimischungen zur Cellulose befreit, so sind sie in Kupferoxydammoniak löslich. Bei Anwendung der energischsten dieser Verfahrungsweisen, bei anhaltendem Kochen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, werden pflanzliche Membranen sogar in Ammoniak und in verdünnter Aetzkalilauge, völlig löslich — ob ohne Aenderung der procentigen Zusammensetzung? — Auf die verschiedenen Grade der Löslichkeit von Zellwänden in Kupferoxydammoniak hat Frémy die Unterscheidung einer Anzahl verschiedenartiger Grundstoffe der festen Zellmembran der Pflanzen zu gründen gesucht[7]). Seine Angaben widersprechen zum nicht geringen Theil vollkommen feststehenden Sätzen der Phytotomie und Phytochemie, und die daraus gezogenen Folgerungen erscheinen vielfach nicht stichhaltig[8]).

1) In den Comptes rendus de l'ac. des sc., in den Annales des sc. nat. 2. Sér. 2 ff., in Journ. f. des Mém. prés. à l'ac. fr. par divers savans, 8, p. 163 ff., 9, p. 1 ff. Es ist ein Sonderabdruck aus diesen Abhandlungen im Buchhandel.

2) Scheik. onderzoek. 2, mitgetheilt in Mulder, physiol. Chemie, übers. v. Moleschott, p. 204 ff.

3) Payen, Separatabdr. a. d. mém. p. div. sav. 4, p. 38; Mulder a. a. O., p. 201.

4) Schweitzer in Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, 2, 1857; und in Erdmann's f. Chemie 72, p. 109.

5) Cramer, dieselbe Vierteljahrsschr. 3, p. 1.

6) Derselbe a. a. O., p. 8.

7) Comptes rendus 1859. 24. Januar ff.

8) Vergleiche die von Kabsch an Frémy's Darlegungen geübte Kritik in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 357.

Die chemische Zusammensetzung der Membranen lebender Zellen ist steten langsamen Veränderungen unterworfen. Das Verhältniss der sie constituirenden Grundstoffe zu einander ändert sich; Stoffe, welche bisher in der Substanz der Zellhaut nicht vertretene Elemente enthalten, gehen mit ihr Verbindungen ein. Diese Modificationen der chemischen Zusammensetzung sind begleitet von tief greifenden Aenderungen der physikalischen Eigenschaften derselben. Härte, Festigkeit und Elasticität nehmen vielfach zu; die Permeabilität vermindert sich; an die Stelle der bisherigen Farblosigkeit tritt intensive Färbung in verschiedenen gelben bis schwarzbraunen Tönen; der Widerstand der Membranen gegen Säuren und Alkalien wird hoch gesteigert. Im Einzelnen waltet in diesen Beziehungen grosse Mannichfaltigkeit ob. Aber doch zeigt sich eine weit reichende Uebereinstimmung in der chemischen Constitution auch der ausgebildetsten pflanzlichen Zellmembranen. Die drei Grundstoffe, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff walten in der Zusammensetzung aller pflanzlicher Zellhäute dauernd überwiegend vor. Gegen die Mengen dieser treten die anderer Elemente weit zurück. Die in der Zellwand entstandenen, oder die zu ihrer Substanz hinzugetretenen neuen Körper — die Umwandelungsprodukte eines Theils der Cellulose und Verbindungen dieser mit Cellulosemolekülen, sowie Verbindungen fremder Körper mit Cellulosemolekülen — können durch bestimmte Lösungsmittel aus der Zellhaut entfernt werden, ohne dass deren charakteristische, organische Structur verloren gehet. Die Membran nimmt bei solcher Reinigung an Masse ab (unter Umständen sehr bedeutend, um $^{9}/_{10}$); ihre Dichtigkeit mindert sich, während ihr Volumen meist anschwillt. Die zurückbleibende feste Substanz zeigt die Zusammensetzung und die physikalischen Eigenschaften — Geschmeidigkeit, Farblosigkeit — der Cellulose.

Bei den Steigerungen des Aufquellungsvermögens von Zellmembranen, vermöge deren die Substanz derselben ganz oder zum Theil in formlose Gallerte oder in eine durch Filtra gehende Lösung sich verwandelt, findet in vielen Fällen keine Aenderung der procentigen Zusammensetzung der Membran statt. So bei dem Aufquellen der Epidermismembranen von Samen und Perikarpien zu Pflanzenschleim; bei der Umbildung von Markzellenwänden der traganthliefernden Astragalen zu Traganthgummi, bei der Bildung des Kirsch- und des Acaciengummi. Ueber diesen Punkt besteht Uebereinstimmung unter den neueren Chemikern[1]). Ob die von einigen französischen Chemikern angenommene Betheiligung von Pektin, Pektinsäure u. s. w. an der Zusammensetzung der festen Zellwand, ob selbst die empirischen Formeln dieser Körper thatsächlich richtig sind, ist noch controvers.

Unverbrennliche Bestandtheile der Zellmembranen. Sehr jugendliche Zellwände hinterlassen bei Verbrennung keine Asche. Werden zarte Durchschnitte — am zweckmässigsten solche, deren Dicke weniger als den Durchmesser einer Zelle beträgt — von Vegetationspunkten nach sorgfältiger Auswaschung mit verdünnter Essigsäure und mit reinem Wasser — auf einer dünnen Glasplatte und einem Platinblech geglühet, so verbrennen die Zellwände der in raschestem Wachsthum und intensivster Zellvermehrung begriffenen Stellen, ohne einen Rückstand zu hinterlassen. Aber schon die etwas gestreckten, indess bei weitem noch nicht ausgewachsenen Zellen in der Nähe des Vegetationspunktes lassen nach dem Glühen unverbrennliche Substanz zurück, die bei vorsichtiger

1) Vergl. z. B. Rochleder, Phytochemie, p. 349—56; Kekulé, Lehrb. org. Chemie 2, p. 378 ff.

Ausführung der Verbrennung membranartigen Zusammenhang und Formen zeigt, welche denen der Zellmembranen vor dem Verbrennen entsprechen. Ausgewachsene Zellhäute enthalten ausnahmslos feuerfeste Bestandtheile.

Bei dem Glühen sehr dünner Längsdurchschnitte wachsender Wurzelspitzen der Tradescantia virginica, welche wiederholt mit verdünnter Essigsäure und mit destillirtem Wasser endlich mit absolutem Alkohol gewaschen wurden, liessen die Zellen der Wurzelhaube bis auf etwa die drei innersten Zellenlagen derselben, und die Zellen des bleibenden Theils der Wurzel bis auf beiläufig $^1/_4$ Mill. Entfernung von dem Vegetationspunkte eine Asche zurück, welche die Formen der Zellen wiedergiebt, und zum Theil in Essigsäure unter Aufbrausen sich löset, zum Theil (auch die von Zellen des Innern der Wurzel) nicht. Das Gewebe des Vegetationspunkts von etwa $^1/_{20}$ Quadr. Mill. Umfang aber verbrannte (schwieriger und langsamer als das übrige Gewebe der Wurzel), ohne irgend welchen Rückstand zu lassen. Ebenso das Gewebe des Vegetationspunktes des Stängels von Dianthus caesius oberhalb des jüngsten Blattpaares, nur dass die Aussenwände der Epidermiszellen eine höchst zarte Lamelle von Asche geben. — Auch die Cambiumzellen querdurchschnittener, in voller Vegetation stehender Zweige von Pinus Laricio und Sambucus racemosa hinterlassen keine Asche beim Verbrennen. Das Aschenskelet des Holz- und Rindengewebes ist durch eine Lücke getrennt, welche einer bis zwei Zellenlagen des cambialen Gewebes entspricht.

Die unverbrennlichen Bestandtheile der Zellmembranen sind mit der organischen Substanz derselben innig und fest verbunden. Ein mehrtägiges Liegen in Essigsäure entfernt zwar aus Blättern und Blüthenstielen verschiedener Art, aus Durchschnitten von Cactusstämmen, die in den Zellräumen frei liegenden Krystalle und krystallinischen Concretionen, aber nicht die feuerfesten Stoffe aus den Zellmembranen [1]). — Die peripherischen, oberflächlichen Membranen vielzelliger Pflanzen sind vorzugsweise reich an einer in Kalilauge löslichen [2]) Siliciumverbindung, welcher calciumhaltige Verbindungen in geringerer Menge beigesellt sind; in der Asche der Zellwände des Pflanzeninneren herrscht kohlensaurer Kalk vor [3]). Bei Verbrennung der Zellhäute bilden die unverbrennlichen Bestandtheile derselben membranöse Aggregate, Aschenskelete, deren Form im Allgemeinen derjenigen der vollständigen Zellhäute entspricht, deren Dimensionen aber um so geringer sind, je niedriger der Gehalt der Zellhaut an feuerfester Substanz ist. Die Aschenhäutchen schrumpfen während ihrer Bildung zu grosser (in vielen Fällen äusserster) Dünne und zu $^2/_3$ bis $^1/_4$ der Flächenausdehnung der Membran zusammen. Wo in der verbrennenden Membran neben einander Silicium-, Calcium-, Kalium- und Natriumverbindungen vorkommen, tritt während der Einäscherung leicht Gefrittung und Schmelzung des Aschenskelets ein. Um dasselbe rein zu erhalten, ist es räthlich, vor der Einäscherung entweder die Siliciumverbindungen, oder die Verbindungen der Alkali- und Erdmetalle zu entfernen. Das Letztere geschieht am zweckmässigsten durch Kochen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali, das erstere durch Einwirkung von Fluorwasserstoffgas auf die feuchten Membranen (etwa durch Einbringen derselben in einem Platinlöffel in ein Bleigefäss, in welchem etwas Flussspathpulver und Schwefelsäure sich befinden [4]). — Das Silicium ist in den Wänden von Epidermiszellen oder von Al-

1) Payen a. a. O., p. 150.

2) Der Siliciumgehalt der Epidermis von Equisetum kann durch kochende Kalilauge entfernt werden; Sanio in Linnaea 29, p. 400.

3) Payen a. a. O., p. 149; Wicke in Bot. Zeit. 1861, p. 97.

4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 218.

genzellen (Diatomeen) nicht in besonderen Massen von Kieselsäure abgelagert, sondern es durchdringt gleichmässig die Substanz der Zellhautstellen (Schichten, Streifen, Verdickungen), innerhalb deren es in gegebener Menge vorhanden ist[1]). Wird durch Lösungsmittel, wie Kalilauge, Flusssäure die Siliciumverbindung aus den Zellhäuten entfernt, so geht sichtlich stets ein Theil auch der organischen Substanz verloren. Mit diesem Theile der Wandsubstanz steht offenbar das Silicium zunächst in Verbindung, und der gebildete zusammengesetzte Körper geht weitere Verbindungen mit dem Zellhautstoffe ein. Ob das Silicium direct oder in der Form von Kieselsäure mit der organischen Substanz sich verbindet, ist zur Zeit unbekannt. In der Asche verbrannter Membranen findet es sich selbstverständlich als Kieselsäure; und in der Aetzkalilauge, welche verkieselten Zellmembranen die Siliciumverbindung entzogen hat, als kieselsaures Kali.

Die vorspringenden Erhabenheiten der Aussenflächen von Epidermis- und Spaltöffnungszellen von Equiseten verschwinden nach Kochen in Aetzkali[2]). Sie werden zwar bei Behandlung derselben Objecte mit Flusssäure nicht in bemerkbarer Weise angegriffen[3]); dass aber auch bei Ausziehung der Siliciumverbindungen durch Fluorwasserstoff ein Theil der Wandsubstanz gelöst wird, geht aus der Thatsache hervor, dass die Zellhäute von Isthmia enervis Ehrb. bei Behandlung mit Flusssäure häufig offene Stellen an den End- und Seitenflächen erhalten.

Die Aussenflächen sehr siliciumreicher Membranen sind häufig von warzenförmigen Protuberanzen besetzt. An eng umgränzten, dicht aneinander gedrängten Stellen hat ein intensiveres centrifugales Dickenwachsthum der Membranen statt gefunden, als an den übrigen. So auf den Spaltöffnungszellen von Equisetum arvense, pratense und sylvaticum, Epidermiszellen des Stängels der letztern Art[4]); vielen Diatomeen, namentlich den Arten der Gattungen Navicula (in der engsten, durch Smith ihr gegebenen Umgränzung) und Nitzschia[5]). — Aehnliche Protuberanzen entstehen auf den Concretionen aus Siliciumoxydhydrat, welches Siliciumfluorwasserstoff enthält, die bei Berührung von Fluorsiliciumgas mit Wasserdampf gebildet werden, z. B. bei Entwickelung von Fluorsilicium durch Uebergiessen eines Gemenges von Flussspath und Sand mit Schwefelsäure in einem Kolben in der Mündung des befeuchteten Halses desselben: hohle zellenähnliche von Luft erfüllte Concretionen mit geschichtetem Bau der Wand, und warziger Aussenfläche[6]). — Stark verkieselte Membranen besitzen meist einen hohen Grad von Härte und Sprödigkeit. So die harte, spröde, leicht abbrechende Spitze der Brennhaare von Nesseln, welche der Einwirkung von Schwefelsäure vollständig widersteht, während der basilare Theil der Haarmembran darin stark aufquillt[7]); die Epidermis der Stängel des spanischen Rohres, die so hart ist, dass sie am Stahle Funken giebt[8]); die Membranen der Diatomeen[9]), welche als Politurpulver verwendet werden können; die Stängelepidermis von Equisetum[10]), die Epidermis vieler Blätter vor allen derer der Gräser und vieler Urticeen, das Gewebe der verknöchernden Bracteen von Coix, Scleria, der Merikarpien von Lithospermum officinale u. s. w.[11]). Aber diese Härte ist nicht durch die Verbindung der organischen Substanz mit der Siliciumverbindung allein ursächlich bedingt. Wird eine harte, stark verkieselte Zellmembran, z. B. die Epidermisaussenfläche von Equis. hyemale mit der Schultze'schen Macerations-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 217. Daselbst bündige Widerlegung der Ansicht, die Kieselsäure sei in der Wand als fremde Ein- oder Auflagerung vorhanden.

2) Sanio a. a. O. 3) v. Mohl a. a. O., p. 212. 4) Sanio in Linnaea 29, Tf. 3.

5) Smith British Diatomeae 1, Tf. 13—19 — besonders deutlich bei den fossilen Nav. fulva und Amicii aus dem Kieselguhr von Eger.

6) Max Schultze, Verhandl. naturhistor. Vereins der Rheinlande, Jahrg. 20, p. 1.

7) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 219. 8) Davy Elements of agr. chemistry, 2. ed. p. 57.

9) Kützing, Baccillarien, Lpz. 1844, p. 8. 10) Struve de silic. in pl. Berlin 1835.

11) v. Mohl a. a. O., p. 215, 225.

flüssigkeit — Lösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure — gekocht, so wird sie weich und biegsam, ohne dass sie ihren Gehalt an Silicium verliert. Sie hinterlässt nach dem Verbrennen ein zusammenhängendes Skelet aus Kieselerde[1]). Viele sehr feste und harte Membranen enthalten nur wenig Kieselsäure, so die der Aussenfläche der reifen Stängel vieler Gräser. Z. B. hinterlassen die drei unteren Stängelglieder der Avena sativa zur Zeit der Fruchtreife in der Achse von 1000 Theilen Trockensubstanz nur 1,92; die diesen angehörigen Blätter 34,47 Theile Kieselsäure[2]).

Die Verkieselung pflanzlicher Membranen beschränkt sich nicht auf Epidermiszellen allein. In Epidermiszellen, deren freie Aussenfläche verkieselt ist, setzt sich die Verkieselung, soweit die Beobachtung reicht allgemein, mindestens eine Strecke weit auf die Seitenflächen der Epidermiszellen fort. Das durch Einäscherung erhaltene Kieselskelet der Epidermis zeigt bei Betrachtung von der Fläche die seitlichen Umgränzungen der Epidermiszelle als nach Innen vorspringende Leisten[3]). Bei der Mehrzahl verkieselter Oberhäute erstreckt sich die Verkieselung nur auf die Wände der Epidermiszelle selbst so z. B. bei den Equiseten[4]). Ist die verkieselte Epidermis mit Spaltöffnungen versehen, so werden auch diejenigen Zellwände, zum Theil wenigstens, von der Verkieselung ergriffen, welche der Athemhöhle angränzen[5]); bei Ficus elastica aber auch das Gewebe des Blattinneren, insbesondere auf die organische Membransubstanz der Cystolithen[6]), ebenso das Parenchym und die Gefässbündel der Blätter z. B. von Ficus trachyphylla, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra, Phragmites communis[7]). Noch häufiger ist die Anwesenheit von Kieselerde in der Asche von Gefässbündeln allein[8]). — Bei Weitem nicht alle Oberhäute von Pflanzentheilen geben kieselsäurehaltige Asche. Viele derbe lederartige Blätter liefern nach dem Verbrennen kein Kieselskelet, z. B. die von Phoenix sylvestris, Mahonia aquifolium, verschiedene Rhododendren, Coffea arabica, Buxus sempervirens, Hakea gibbosa, Cycas revoluta, Yucca gloriosa, Phormium tenax. Selbst einzelne Formen aus Kreisen, deren meiste Glieder stark verkieselte Oberhäute der Blätter haben, liefern eine verschwindend dünne oder gar keine Aschenhaut bei Einäscherung der Epidermis; so unter den Gräsern Lygeum spartium[9]).

Der Siliciumgehalt differenter Stellen einer und derselben Membran ist häufig sehr verschieden. Es ist, wie oben erwähnt, ein verbreitetes Vorkommen, dass er in Epidermiszellwänden sich auf die äusserste Schicht der Aussenwand und der peripherischen Theile der Seitenwände jeder Zelle beschränkt. Diese allein widerstehen der Einwirkung von Schwefelsäure und geben dann nach Auswaschung und Verbrennung ein Kieselsäureskelet, welches von dem der ganzen Epidermis nicht unterscheidbar ist, z. B. bei Avena sativa. — Manche dicke Zellmembranen, die in ihrer ganzen Masse verkieseln, liefern ein Kieselskelet, welches aus zahlreichen, übereinander liegenden Schichten zusammengesetzt ist. So die Epidermiszellen der Stängel von Equisetum hiemale. Das Kieselskelet derselben opalisirt im auffallenden Lichte[10]); seine Substanz zeigt somit Interferenzfarben dünner Blättchen; sie muss aus abwechselnden Schichten von Kieselsäure und Gas bestehen. Daraus folgt der Schluss, dass in der Wand dieser Epidermiszellen dünne, siliciumreiche Schichten mit siliciumlosen abwechseln. Wahrscheinlich sind jene die wasserärmeren, diese die wasserreicheren. — Noch beträchtlicher sind öfters die Differenzen des Siliciumgehalts der nämlichen Membranen in Richtung der Fläche. Bei manchen Palmenblättern, z. B. denen von Astrocaryum gynacanthum, löset sich die Asche der Epidermis in Salzsäure völlig auf, bis auf diejenige der verdickten Membranen der Spaltöffnungszellen und bis auf die einzelner, über die Aussenfläche der Epidermiszellen vorragender verkieselter Knötchen[11]). Auf einem Theile der Epidermiszellen der Stängel von Scirpus palustris und mucronatus findet sich in der Mittellinie eine Reihe kleiner Knötchen, welche

1) v. Mohl a. a. O., p. 208. 2) Arendt, Wachsth. d. Haferpflanze. Lpz. 1859, p. 64, 70.
3) v. Mohl a. a. O., p. 228. 4) Payen a. a. O., p. 241, v. Mohl a. a. O., p. 228.
5) v. Mohl a. a. O., p. 226. 6) Payen a. a. O.; Tf. 7, f. 6 *a—d*.
7) v. Mohl a. a. O., p. 229. 8) Derselbe ebendas. 9) Derselbe a. a. O., p. 214.
10) v. Mohl a. a. O., p. 219. 11) Derselbe a. a. O., p. 214.

allein verkieseln, während der übrige Theil der eingeäscherten Cuticula in Salzsäure löslich ist[1]. Bei manchen Pflanzen beschränkt sich die Anlegung eines Kieselskelets auf die Haare allein, so dass die Asche des verbrannten Blattes in Salzsäure völlig sich auflöset, mit alleiniger Ausnahme der Haare: so bei mehreren Arten von Urtica, Campanula cervicaria, den Früchten von Galium Aparine. Und sehr allgemein sind die Membranen von Haargebilden stärker verkieselt, sie geben bei Einäscherung ein Skelet von grösserer Dicke, als die Wände der Epidermiszellen, denen sie ansitzen: so z. B. Deutzia scabra, Parietaria erecta. Die stärkere Verkieselung der Haarmembranen setzt sich bei manchen Pflanzen auf eine kreisförmige Stelle der Aussenfläche der Epidermis fort, welche die Basis des Haares umgiebt. Die Verkieselung der Epidermis ist allein auf diese Stellen beschränkt bei vielen Borragineen, z. B. Echium vulgare, bei Helianthus annuus u. A. Bei anderen ist zwischen den Scheiben das Kieselskelet sehr dunn, leicht zerreisslich, so z. B. bei Humulus Lupulus, Pulmonaria saccharata, Cerinthe major, Helianthus divaricatus u. A.; bei Ulmus campestris, Tectona grandis (bei letzteren beiden konnen im Mittelpunkt der Scheiben die Haare fehlen). Ganze Zellengruppen an den Basen der Haare haben stark verkieselte Wände auf den Blättern mehrerer Dilleniaceen, auf denen der el cauto genannten Chrysobalanee[2]. Die stärker verkieselten Wandstellen erhalten sehr allgemein früher einen nachweislichen Siliciumgehalt, als die schwach verkieselten. Bei Einäscherung junger Pflanzentheile hinterlassen jene allein ein in Salzsäure unlösliches Aschenskelet[3].

Die feuerfesten, durch Ausziehen mit verdünnten Säuren nicht entfernbaren Bestandtheile vegetabilischer Membranen, welche in deren Asche als kohlensaurer Kalk, Kali oder Natron sich vorfinden, sind nach der Annahme von Payen[4] als Verbindungen von Alkalien mit organischer Substanz in den Zellwänden enthalten, als Verbindungen, bei denen die organische Substanz die Rolle einer Säure übernimmt. Er misst der Pectinsäure eine besondere Bedeutung in dieser Beziehung bei, und ist geneigt, sie als einen allgemeinen Bestandtheil solcher Zellwände zu betrachten, welche eine kalk- oder alkalienreiche Asche hinterlassen.

Payen behandelte feine Durchschnitte der aus mehreren Schichten sehr dickwandiger Zellen bestehenden Epidermis des Stammes von Cereus peruvianus, unter wiederholtem Auswaschen mit destillirtem Wasser und Auspressen nach jeder Einwirkung von Säuren, mit Essigsäure, verdünnter Schwefelsäure ($^{9}/_{10}$ Wasser), endlich mit Aetzammoniak. Die Säuren entzogen der Substanz Kalk- und Kalisalze, sowie etwas Pectin, durch das Ausziehen des Präparats mit Ammoniak erhielt Payen beträchtliche Mengen pectinsauren Ammoniaks. Er berechnet den Gehalt dieser Membranen an pectinsauren Salzen bis auf 0,65 ihres Trockengewichts. Aehnlich in den Zellmembranen weisser Runkelrüben[5].

In vielen Fällen sind Kalksalze in krystallinischen Partikeln von mikroskopisch sichtbaren, selbst messbaren Dimensionen zwischen der organischen Substanz von Zellhäuten abgelagert. Solche wahre Incrustationen aus kohlensaurem Kalk sind in sehr verdünnten Säuren leicht löslich. Verdünnte Essigsäure, höchst verdünnte Salzsäure entfernen die krystallinischen Massen; die zuvor opake Membran wird glashell. Sie enthält dann aber noch immer in ihrer Substanz feuerfeste, mit dem organischen Stoffe chemisch verbundene Bestandtheile. Nach der Einäscherung hinterlässt sie eine in Säuren zum Theil lösliche, wenn auch nicht mit ihnen aufbrausende Asche.

1) v. Mohl a. a. O., p. 226. 2) Derselbe a. a. O., p. 226—27.
3) Derselbe a. a. O., p. 226. 4) a. a. O., p. 151, 241. 5) a. a. O., p. 153.

So die Cystolithen von Urticeen (S. 180); ferner knötchenförmige Bildungen, welche in den Blättern von Ulmus campestris, Cerinthe major, Onoma stellulatum und anderen Borragineen, Silphium connatum, Helianthus tracheliformis in den die Basis von Haaren umgebenden Epidermiszellen vorkommen, deren verkieselte Wände kreisförmige Scheiben an der Basis der Haare bilden. »Nach dem Einäschern eines solchen in der Schultze'schen Flüssigkeit gekochten Blattes erkennt man in den einzelnen verkieselten Zellen einen ebenfalls verkieselten, kugeligen oder eyförmigen, aus über einander liegenden Schichten bestehenden Körper, in welchem vorher das Kalksalz abgelagert war. Derselbe füllt die Zelle etwa zur Hälfte bis zu zwei Dritteln aus, und liegt immer in dem Winkel derselben, welcher gegen das in der Mitte befindliche Haar hingewendet ist. Ob derselbe wie die Cystolithen mit einem Stiele an der Zellwand befestigt ist, konnte ich nicht erfahren«[1]. — Besonders reichlich ist die Kalkablagerung zwischen den Lamellen der Membran bei gewissen Meeresalgen aus sehr verschiedenen Formenkreisen. z. B. bei den Corallinen, Acetabularia, Anadyomene, Halymeda Opuntia. Ein dünner Querdurchschnitt des einzelligen cylindrischen Stammes von Acetabularia mediterranea zeigt zwischen und in die äusseren Lamellen der deutlich und vielfach geschichteten Membran dunkle (das Licht stärker brechende) punktförmige Massen eingestreut. In den äussersten Lamellen sind sie in grösster Zahl vorhanden; in den mittleren Schichten der Haut nehmen sie allmälig ab; den innersten fehlen sie ganz. Die dunklen Massen sind unmessbar klein; ihre Gestalt nicht erkennbar. Bei Zusatz sehr verdünnter Säuren lösen sie sich unter Gasentwickelung: durch diese Auflösung wird die Membran hyalin. Ein so ausgezogener, dann mit Wasser und endlich mit Ammoniak gewaschener Querdurchschnitt der Membran hinterlässt nach dem Glühen einen Ring blasiger, schlackenähnlicher Asche, die in Salzsäure grossentheils sich löset und dabei in kleine Körnchen zerfällt. — Grössere einzelne Krystalle liegen innerhalb der Substanz der verdickten Wand in den Bastzellen der Stammrinde von Acer Pseudoplatanus[2], der (S. 179 erwähnten) Zellen der Samenschale von Magnolia obovata u. A.; — besonders reichlich sind sie bei den in allen Geweben der Welwitschia mirabilis verstreuten grossen dickwandigen Bastzellen zwischen den beiden äussersten Lamellen der Wand angehäuft[3]. Bei Acer und Magnolia sind diese Krystalle oxalsaurer Kalk; — bei Welwitschia dürfte es sich ebenso verhalten, wenn auch die makrochemische Analyse ein anderes Resultat zu liefern schien[4].

Verholzte Zellwandungen. Aeltere innere pflanzliche Gewebe mit stark verdickten Zellwänden geben bei der Analyse nach denjenigen Waschungen, welche aus jugendlichen Geweben reine Cellulose zurück lassen, einen relativ höheren Gehalt an Kohlenstoff und Wasserstoff, als den der Cellulose zukommenden. Nach Behandlung mit Kalilauge, unter Umständen auch mit Salpetersäure bei + 36° C. und mit Chlor, und nach den zuvor erwähnten Waschungen wird aber die Zusammensetzung der Cellulose an dem (oft bis auf 1/10 geschwundenen) Rückstand gefunden.

So bei Blättern von Cichorium Endivia, Ailanthus glandulosa, dem inneren Blattgewebe der Agave americana, Spiralfasern aus den Gefässen von Musa Sapientum, Wurzeln von Zea Mays, Fasern aus dem Kothe von Pflanzenfressern, Holz von Quercus, von Pinus Abies, Fäden von Vaucheria sessilis (= Conferva rivularis), einer Oscillatoria, Gewebe von Boletus igniarius, Agaricus campestris, Cetraria islandica[5].

Die mikroskopische Untersuchung in solcher Weise behandelter Pflanzentheile zeigt die feinsten Structurverhältnisse nicht wesentlich geändert. Die Membranen von Holzzellen z. B.

1) v. Mohl a. a. O., p. 229. 2) Millardet, Ann. sc. n. 4. Sér. 5.

3) J. D. Hooker in Transact. Linn. soc. 25, p. 11 der Abh.: Tf. 12, f. 5—7.

4) Falkland in Hooker's eben citirter Abhandl. p. 11. — Warum sie Kieselsäure enthalten sollen, da doch die Asche doch in Säuren sich löset, ist nicht abzusehen.

5) Payen a. a. O., p. 9—25.

erscheinen zwar etwas aufgelockert, die schraubenlinige Streifung erheblich deutlicher als zuvor; aber die Umrisse der Tüpfelkanäle und der Tüpfelhöfe, so wie diejenigen etwa vorhandener schraubenliniger Verdickungen (Spiralfasern) der Wand mit der nämlichen Schärfe, wie an frischen Präparaten. Es folgt aus diesen Thatsachen mit Nothwendigkeit, dass bei der Aenderung der chemischen Constitution älterer Zellhäute im Ganzen nicht etwa den aus Cellulose bestehenden Membranen Massen fremdartiger Stoffe an- oder eingelagert werden, sondern dass die fremdartigen Stoffe, welche entweder von Aussen her (aus dem Zelleninhalte) in die Zellwand gelangen, oder die innerhalb derselben durch Umsetzung eines Theiles ihrer Moleküle gebildet werden, mit Cellulosemolekülen chemische Verbindungen in allen den Punkten eingehen, innerhalb deren die Membran in ihren chemischen Reactionen von denjenigen der reinen Cellulose abweicht[1].

Aeltere Hölzer sind durchgehends sauerstoffärmer, kohlenstoff- und wasserstoffreicher als die Cellulose, aus der die Zellmembranen des Splints, des jungen Holzes derselben Art, nachweislich bestehen. Der Procentgehalt der Trockensubstanz an Kohlenstoff, der für die Cellulose 44,44 beträgt, steigt im Holze von Populus tremula auf 49,7, in dem von Quercus Robur auf 52,8, in dem von Pinus Abies L. auf 54,7, im madagassischen Ebenholze auf 53,75, im St. Lucienholz auf 55,3; in der Steinschale der Frucht von Juglans regia auf 58,92[2]. — Der höhere Kohlenstoffgehalt ist, wie aus diesen Beispielen hervorgeht, der grösseren Härte und vielleicht auch der grösseren Dichtigkeit nicht genau proportional; doch wachsen sichtlich beide Eigenschaften der Holzzellenmembranen mit seiner Zunahme. — Die Bestimmung der Dichtigkeit der Substanz pflanzlicher Zellwände ist übrigens eine sehr unsichere: leicht möglich, dass die des Tannenholzes diejenige anderer Hölzer übertreffe, wenn auch das specifische Gewicht feiner Tannenholzspäne (= 1,46) weit hinter dem solcher Späne von Eichen- oder Buchenholz zurück bleibt (= 1,27)[3]. Fein geraspelte Holzspäne zeigen bei volumenometrischer Bestimmung des specifischen Gewichts ein um so höheres solches Gewicht, je enger die Lumina der Holzzellen sind. Das spec. Gew. von Flachsfasern, Zellen mit verschwindend engem Lumen, stellt sich höher (= 1,45), als das von Buchenholz (= 1,29); das der Baumwolle (mit collabirten Zellen, und somit sehr engem Lumen) dem des Eichenholzes gleich (= 1,27)[3]. Hieraus scheint hervorzugehen, dass auch bei der genauesten der bis jetzt vorliegenden Methoden der Bestimmung der Dichtigkeit lufthaltiger Substanzen der Luftinhalt unverletzter Zellen auf die Ergebnisse störend einzuwirken vermöge[4].

Die Zunahme der Dichtigkeit der Wandsubstanz von Holzzellen während des Uebergangs von Splint zu Kernholz geht deutlich aus folgendem Versuche hervor. Sehr feine Längsschnitte aus dem Splinte von Cytisus Laburnum und Prunus Avium, denen durch wiederholtes Auskochen und durch längeres Verweilen in Wasser im luftverdünnten Raume alle Luft ausgetrieben ist, schwimmen auf einer Zuckerlösung von etwas über 1,3 spec. Gew. Ebenso behandelte feine Späne vom Kernholze desselben Baumes sinken in dem nämlichen Zuckersyrup zu Boden. — Die Dicke der Wände der Holzzellen des Kernholzes und des Splintes ist hier gleich (wie auch bei allen anderen darauf untersuchten Holzpflanzen); die Lumina der Zellen sind im Kernholz nicht enger, als im Splint. — Die in der lebenden Pflanze vorkommenden, mit Wasser nicht mischbaren Flüssigkeiten, welche von Zellhäuten imbibirt werden, die fetten und ätherischen Oele, die Lösungen von Harzen in diesen letzteren, und ähnliche — diese alle übertreffen nicht im specifischen Gewichte die Cellulose der Baumwolle oder des Eichenholzsplintes; die meisten bleiben weit dahinter zurück. Es ist augenscheinlich, dass durch die blosse

---

1) Die Vorstellung, dass die Aenderung der chemischen Zusammensetzung der Membranen dickwandig werdender Gewebe durch die Anlagerung incrustirender Schichten differenter Substanz auf die Innenwände der Zellhäute bewirkt werde (Payen a. a. O. p. 52) beruht auf der Annahme der unhaltbaren Hypothese des Dickenwachsthums durch Schichtenauflagerung, und fällt mit dieser. 2) Payen a. a. O. p. 50.

3) Nach den volumenometrischen Bestimmungen Kopp's (mitgetheilt in Pouillet-Müller, Physik 2. Aufl. 1, p. 141. 4) Hofmeister in Flora 1862, p. 104.

Infiltration solcher Stoffe in pflanzliche Zellhäute die Dichtigkeit derselben nicht erhöht werden kann. Es muss, damit das specifische Gewicht der Wandsubstanz der älter werdenden Holzzellen wachsen könne, bei der Verbindung eines sauerstoffärmeren Körpers mit den Cellulosemolekülen derselben eine Verdichtung der Substanz stattfinden. — Während der Reifung des Holzes, insbesondere während der Umwandlung von Splint zu Kernholz, ist das Holz nur von wässeriger Flüssigkeit durchtränkt, die nur sehr geringe Mengen lösliche Substanz enthält. Es ist nicht wahrscheinlich, dass in dieser Flüssigkeit den Zellhäuten der sauerstoffärmere Körper in Lösung zugeführt werde, welcher mit den Cellulosemolekülen sich verbindet; wahrscheinlicher ist es, dass er an dem Orte sich bildet, wo er gefunden wird; dass er ein Umsetzungsprodukt einzelner Cellulosemoleküle sei.

Intensive Färbung der Häute ganzer Zellen oder bestimmter, verdickter Stellen von Zellwänden, welche erst am Schlusse der Entwickelung, mit Beendigung des Dicken- und Längenwachsthums der Membran eintritt, ist eine namentlich unter den höheren Kryptogamen verbreitete Erscheinung. Die Rindenzellen des Stängels, selbst die Zellen der Blätter vieler Moose zeigen hellgelbe, rothgelbe und grüngelbe Tinten der Wandungen: rothgelb z. B. Polytrichum formosum Zellen der Stängelrinde und des Blattgrunds; grüngelb Blattzellwände und Zellwände des Stängelinneren mancher Individuen von Sphagnum cymbifolium und acutifolium. Die Haarwurzeln von Fossombronia pusilla (Jungermanniee) haben tief veilchenblaue Wände. Die unterirdischen protonematischen Fäden (Haarwurzeln) von Laubmoosen sind nur in der frühesten Jugend, an den wachsenden Enden farblos; im übrigen braun, meist goldbraun, in einigen Fällen (Barbula subulata z. B.) purpurbraun. Mehr oder weniger tiefbraune Färbung erhalten die verdickten schraubenlinigen Streifen der Wände der Elateren, und die Halbring- oder Ringfasern in den Zellen der Kapselwände der Jungermannieen und Marchantieen, die verdickten Längsstreifen der Wände des oberen Theiles der Frucht solcher Laubmoose, welche ein Peristom bilden (hier und da von röthlichem Farbenton, z. B. bei Fontinalis antipyretica), die peripherischen Zellschichten des Operculum der Laubmoosfrucht, die Bastzellen der Farnkräuter, die verdickten, den Gefässbündeln zugekehrten Wandflächen der den Gefässbündeln angränzenden Parenchymzellenschichten (Gefässbündelscheiden) vieler Polypodiaceen; die verdickten Wandstellen des Ringes der Polypodiaceen; einzelne, höchst unregelmässig gestaltete, zum Theil sehr stark verdickte Wandstellen der Zellen der Gefässbündelscheiden der unterirdischen Stämme von Psilotum triquetrum. Unter den Phanerogamen sind tiefe Färbungen der Zellhäute häufig bei den alten Bastzellen von baumartigen Monokotyledonen, insbesondere von Palmen (der Borsten von Attalea funifera, die Basttheile der Gefässbündel peripherischer Lagerung von Iriartea exorrhiza erscheinen nur auf dünnsten Durchschnitten braun, auf irgend dickeren völlig schwarz), und im alten Holze von Laubbäumen, insbesondere von Leguminosen, Ebenaceen, Amygdaleen. Die dunkelbraune Färbung ist in allen diesen Fällen verbunden mit beträchtlicher Härte, Sprödigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen die auflösende Einwirkung concentrirter Schwefelsäure. Diese Eigenschaften werden mit der Färbung der betreffenden Membranen durch kurzdauernde Erwärmung in einem Gemenge von chlorsaurem Kali und rauchender Salpetersäure bis auf etwa 60° C., oder durch längeres Verweilen in einem kalten solchen Gemenge entzogen. Die Zellhäute sind dann farblos, weich, biegsam, in ihrer Substanz gelockert und vermindert, an der Aussenfläche bis zu geringer Tiefe angegriffen (gelöst), sonst aber in ihrer ferneren Structur nicht beeinträchtigt. (Hatte die Einwirkung des Gemenges von Salpetersäure und chlorsaurem Kali auf solche oder andere pflanzliche Zellhäute hinreichend lange angedauert, so werden sie in Kupferoxydammoniak, bei noch längerer Einwirkung selbst in Aetzammoniak löslich; meist tritt bei Zutritt des Ammoniak bräunliche Färbung wieder ein. Fortgesetztes Kochen in chlors. Kali und Salpetersäure löset die Zellmembranen vollständig.)

Cuticularisirte Zellhäute. Zellmembranen, welche bestimmt sind mit Luft oder Wasser in unmittelbare Berührung zu kommen, wie auch die äussersten Membranlamellen einiger sehr dickwandigen, langlebigen Gewebe (Holz- und Bastbündel) erfahren sehr allgemein eine Aenderung der chemischen Zusammensetzung

ihrer äusseren Schichten oder (seltner) der ganzen Masse, welche durch den Eintritt eines stickstoffhaltigen Körpers, häufig auch durch den von Siliciumverbindungen, in die Membransubstanz gekennzeichnet ist. Solche Zellmembranen werden cuticularisirte genannt. Sie widerstehen den zersetzenden und lösenden Einwirkungen von Mineralsäuren, sowie der Verwesung ungleich energischer, als Zellwände die aus Cellulose oder aus Cellulose in Verbindung mit kohlenstoff- und wasserstoffreicheren Körpern bestehen. Diese Modification der chemischen Zusammensetzung schreitet gemeinhin in der äussersten Lamelle von Oberhautzellen vielzelliger Gewächse weiter vor, als in den nächstunterliegenden Schichten. Eine sehr dünne oberflächliche Schicht erhält einen höheren Gehalt an stickstoffhaltigen Verbindungen, einen weit höheren Grad von Widerstandsfähigkeit gegen zersetzende Einwirkungen: sie wird z. B. völlig unlöslich in rauchender Schwefelsäure. Durch Fäulniss, durch Maceration in Mineralsäuren, kaustischen Alkalien u. s. w. lässt sich diese im höchsten Grade cuticularisirte Lamelle von den übrigen Schichten der Oberhautzellenwände trennen und als gesondertes Häutchen darstellen. Sie wird als Cuticula im engsten Sinne von den Cuticularschichten unter ihr, den in minder hohem Maasse cuticularisirten Schichten der Zellhaut unterschieden. — Durch Maceration in kaustischem Kali, unter Umständen durch Kochen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali kann aus cuticularisirten Membranen und Membranschichten, unter beträchtlichem, im Austritt von Tropfen einer zähe flüssigen Masse ersichtlichen Verlust von Substanz, die stickstoff- beziehendlich die siliciumhaltige Verbindung ausgezogen werden. Der Rückstand reagirt als reine Cellulose.

Alle darauf untersuchten Oberhäute und durch Maceration isolirten cuticularisirten Schichten von Oberhäuten enthalten erhebliche Mengen von Stickstoff. Der Stickstoffgehalt beträgt für die Epidermis der Blätter von Agave americana 1,171% der Trockensubstanz, 1,545% der verbrennlichen Substanz[1]; für die Stammepidermis von Cereus peruvianus 0,808% der Trockensubstanz, 0,916% der verbrennlichen Substanz[2]; für die isolirte Cuticula derselben 2,597% der Trockensubstanz, 2,751 % der verbrennlichen Substanz[3]; für die Cuticularschichten derselben ohne Cuticula 0,192% der Trockensubstanz, 0,234% der verbrennlichen Substanz[4]. Ebenso fand Mulder beträchtlichen Stickstoffgehalt in den Membranen der Epidermis der Blätter von Phytolacca decandra und von Agave americana[5]. Die mikrochemischen Reactionen cuticularisirter Zellhautschichten (s. weiter unten) deuten allgemein auf einen Gehalt derselben an Stickstoffverbindungen. — Die äusseren Lamellen der Holzzellen sind in hohem Grade cuticularisirt. Alles Holz enthält Stickstoffverbindungen; der Stickstoffgehalt erreicht 0,67—1,52% der Trockensubstanz[6]). Beides gilt auch von den Zellen der Bastbündel[7]. Minder wesentlich für das eigenartige Verhalten cuticularisirter Membranen erscheint der Siliciumgehalt derselben; er ist gering in den Aussenwänden mancher Oberhautzellen, fehlt in anderen (S. 244) und in vielen Holz- und Bastgeweben ist keine Spur desselben nachweisbar[8], während doch die äussersten

1) Payen a. a. O. p. 114. 2) ebend. p. 116.
3) ebds. p. 118; und Mirbel und Payen, Mém. acad. d. sc. Paris XX, p. 518.
4) ebds. p. 118. 5) Mulder, physiol. Chemie, übers. v. Moleschott, p. 599.
6) Chevandier in Ann. de Chim et Phys. 1844, 1, p. 129.
7) Mulder a. a. O. p. 498. 8) v. Mohl in Bot. Zeit. 1861, p. 228.

Schichten der Zellen dieser Gewebe die charakteristische Widerstandsfähigkeit cuticularisirter Membranen gegen Lösungsmittel besitzen.

Die erhöhte Widerstandsfähigkeit der ächten Cuticula gegen äussere Einflüsse, welche die Zellhäute zerstören, zeigt sich zunächst darin, dass sie weit langsamer verweset, als nicht cuticularisirte Zellhäute. Nach mehrmonatlicher Maceration von Kohlblättern in Wasser lasst sich von der Oberfläche der Epidermis derselben eine zusammenhängende Membran isoliren, welche kein Zellennetz zeigt, vollkommen homogen, durchscheinend und von spaltenförmigen Oeffnungen (Mündungsstellen der Spaltöffnungen) durchsetzt ist, auch eben solche unverästelte einzellige, wenig zahlreiche Haare trägt, wie sie auf der frischen Epidermis der Blätter von Brassica oleracea vorkommen[1]). — Cuticularisirte Membranen widerstehen ferner der Zerstörung durch Schwefelsäure; die Cuticula im engsten Sinne mit äusserster Hartnäckigkeit, so dass die Cuticula lederartiger Blätter, z. B. derer von Hoya carnosa, durch längeres Liegen in rauchender Schwefelsäure nicht gelöst wird. Ebenso verhält sich die äussere Membran aller darauf untersuchten Sporen und Pollenkörner. Auch die äusserste Membran vieler Holzzellen und mancher Bastzellen besitzt ein ähnliches Widerstandsvermögen[2]). Der Widerstand gegen die zerstörenden Einwirkungen ist in den verschiedenen Schichten derselben cuticularisirten Membran ungleich gross. Die Cuticularschichten vieler dickwandiger Oberhäute werden von englischer Schwefelsäure nicht angegriffen, aber von rauchender Schwefelsäure zum Aufquellen gebracht und gelöst, während die Cuticula auch dieser widersteht.

Die Cuticularisirung einer äussersten Schicht der Membran tritt in einigen Fällen mit der Entstehung, der Erhärtung der Membran gleichzeitig in die Erscheinung (S. 159). Weit öfter aber ist sie von späterem Datum als diese. Die zur Cuticula werdende Schicht der Membran erhält erst einige Zeit nach ihrer Anlegung die Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure und die mikrochemischen Reactionen der Cuticula. So bei keimenden Sporen von Moosen und Gefässkryptogamen. Die innerste Haut der Sporen von Pellia epiphylla, Equisetum limosum z. B. quillt und löset sich vollständig in Schwefelsäure von dem Beginn der Keimung. Während sie an der keimenden Spore die äussere völlig cuticularisirte Membran sprengt und aus dieser hervortritt, nimmt ihre äusserste Lamelle die Beschaffenheit einer Cuticula an. So ferner ganz allgemein die Aussenfläche der oberirdischen Organe von Gefässpflanzen. Die Membranen der Keimbläschen und der wenigzelligen Vorkeime der darauf untersuchten Phanerogamen lösen sich in verdünnter englischer Schwefelsäure sofort. Ist aber das Embryokügelchen angelegt, so besitzt dieses eine, der Auflösung widerstehende äusserste Lamelle der Wand, welche nach dem Embryoträger hin allmälig dünner wird, und dort verschwindet (sehr deutlich z. B. bei Cheiranthus Cheiri, Lathyrus odoratus, Dianthus caesius und vor Allem bei den Coniferen). Zunächst nach dem Auftreten ist die Resistenz der Cuticula der Embryonen gegen Schwefelsäure nur eine relative. Die Cuticula junger Embryokügelchen von Pinus silvestris z. B. wird von englischer Schwefelsäure kurze Zeit nach den Membranen des Embryoträgers gelöst. An Embryonen, welche den ersten Blattwirtel zu entwickeln beginnen, widersteht die Cuticula englischer, aber nicht rauchender Schwefelsäure. An nahezu reifen Embryonen wird sie von der letzteren nicht mehr angegriffen. — Nach der Anlegung der Cuticula am Embryokügelchen oder an der Innenmembran der keimenden Spore behält und erhält die äusserste Lamelle der Membran der Oberflächezellen aller Vegetationspunkte die Eigenschaften einer Cuticula in dem Maasse, als sie wächst. Die oberirdischen Theile der Gefässpflanzen, auch die jüngsten Knospen, sind von zusammenhängender Cuticula bekleidet; die äussersten Lamellen der oberflächlichen Zellen widerstehen der Auflösung durch Schwefelsäure und stellen nach Maceration eines Pflanzentheils in solcher ein die ganze Aussenfläche des Organs umhüllendes Häutchen dar. Dieses Häutchen zeigt meist keinen Unterschied der Structur an den Stellen, welche den Grän-

---

1) Brongniart, Ann. sc. nat. 1. Sér. 21 (1830), p. 427; vergl. auch Meyen in Wiegmann's Archiv 1837, 1, p. 216.

2) Mulder, physiol. Chemie, p. 474, 498; v. Mohl in Bot. Zeit. 1847, p. 547.

zen der Seitenwände der Epidermiszellen entsprechen. In manchen Fällen hat indess die Cuticula an diesen Stellen geringere Cohäsion als in ihrer übrigen Fläche. Wird die abgetrennte Cuticula des Stammes von Cereus peruvianus nach Behandlung mit kochender Salpetersäure, Wasser und Ammoniak unter dem Deckglase vorsichtig hin und her geschoben, so zerfällt sie in Stücke, deren jedes dem Umriss einer Epidermiszelle entspricht. Die Trennungslinien gehen durch die dicksten Stellen der Cuticula[1]). Auch die dicken Massen cuticularisirter Zellhaut, aus welchen die sogen. Glandulae am Narbenkörper der Asclepiadeen bestehen, zeigen eine Zusammensetzung aus polygonalen Areolen und aus zwischen diesen verlaufenden Platten anders lichtbrechender Substanz, von denen jene den Aussenflächen, diese den Seitenwänden der Epidermiszellen des Narbenkörpers entsprechen. — Die Cuticularisirung der äussersten Lamellen der Wände der peripherischen Zellen erstreckt sich sehr allgemein auch auf die einander zugewendeten Flächen der Spaltöffnungszellen, und vielfach auf die Zellen, welche dem äusseren Theile des Intercellularraumes unterhalb der Spaltöffnung, der Athemhöhle, angränzen[2]). Diese Cuticula stellt, nach Isolirung durch Maceration, eine unmittelbare Fortsetzung derjenigen der Epidermiszellen dar. —

Die Anlegung einer Cuticula kann an der Aussenfläche bestimmter Zellen oder Gewebmassen erfolgen, die ringsum von anderem Gewebe dicht umschlossen sind. Dieser Fall tritt ein, nicht nur bei der Bildung der meisten Sporen und Pollenkörner (S. 157), nicht nur an der Aussenfläche der Scheitelgegend der Embryosäcke vieler Phanerogamen[3]) und der ganzen Aussenfläche der Embryosäcke der Coniferen[4]); nicht allein an phanerogamen Embryonen, deren Aussenfläche in allen Punkten die Membranen von Endospermzellen berührt, sondern auch an allen Wurzeln von Gefässpflanzen. Die Cuticula des bleibenden Theiles der Wurzel, desjenigen welcher durch die in centripetaler Richtung wirkende Thätigkeit des von der Wurzelmütze umhüllten Vegetationspunktes gebildet wird — diese Cuticula wird angelegt, während die Aussenfläche der bleibenden Wurzel noch von der Wurzelmütze bedeckt ist, mit deren Zellwänden jene Aussenfläche in parenchymatischem Verbande steht. Dieses Verhältniss tritt mit besonderer Deutlichkeit auf Längsdurchschnitten wachsender Wurzelspitzen von Gräsern hervor, z. B. von Zea Mays, Avena sativa, insofern die Aussenwände der Epidermiszellen der Wurzel vor der letzten Streckung derselben sich stark verdicken. Im Vegetationspunkte der Wurzel und in dessen nächster Nähe werden diese Zellwände von Schwefelsäure vollständig gelöst; nach dem oberen Rande der Wurzelmütze hin widersteht eine dünne äusserste Lamelle der verdickten Membranen der Einwirkung der Säure. Bei Beginn der schliesslichen beträchtlichsten Längsstreckung des jungen Gewebes der Wurzel werden die äusseren Lamellen der verdickten Wände durch starke Quellung der mittleren abgeworfen (S. 219). Somit geht die bisherige Cuticula der Wurzel verloren. Aber die äusserste, sehr dünne Lamelle der bleibenden und wachsenden inneren Schicht der Aussenwände der Wurzelepidermiszellen erhält aufs Neue die Eigenschaften einer Cuticula; sowohl die planen Aussenflächen, als auch die durch

---

1) Payen a. a. O. p. 124.

2) Payen a. a. O. p. 146, Note; v. Mohl in Bot. Zeit. 1845, p. 1. — Die Thatsache, dass eine Cuticula, welche die Wände intercellularer Räume überzieht, unmittelbare Fortsetzung der Cuticula der Aussenfläche des betreffenden Organes ist, genügt schon für sich allein zur Widerlegung der Ansicht Karsten's, die Membran der Mutterzelle des Organismus entwickele sich, fort und fort wachsend, zu einer die Pflanze allseitig umschliessenden Hüllhaut, und diese Hüllhaut sei eben die Cuticula (Bot. Zeit. 1848, p. 730). — Was Karsten gegen die Beobachtungen des Eindringens der Cuticula in die Spaltöffnungen a. a. O. p. 734, Anm. sagt, beruht auf Missverständniss. Die Blätter von Aloearten sind nicht die Objecte, an denen Payen und v. Mohl ihre Untersuchungen demonstrirten, und eine Verwechslung der Cuticula des Vorhofs der Spaltöffnungen derselben mit der Cuticula der Athemhöhle kann nicht in Frage kommen. Die Blätter von Cereus peruvianus, Helleborus niger u. v. a. durch v. Mohl untersuchter Pflanzen besitzen gar keine Vorhöfe der Spaltöffnungen.

3) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 676. 4) Derselbe, vergl. Unters., p. 128.

Spitzenwachsthum derselben sich entwickelnden Wurzelhaare hinterlassen nach Maceration in Schwefelsäure ein dünnes Hüllhäutchen.

Die äussere Membran von Pollenkörnern und Sporen, welche im ausgebildeten Zustande die Eigenschaften einer Cuticula in höchstem Maasse zeigen, erlangen diese Eigenschaften in vielen Fällen erst nach und nach, und relativ spät. Die Exine junger Pollenkörner von Mirabilis Jalapa wird von Schwefelsäure gelöst[1]). Ebenso die äussere Haut der Makrosporen von Salvinia natans, während die Sporen zu vieren noch in dem Complex der Specialmutterzellen innerhalb einer Mutterzelle eingeschlossen sind. Erst nach dem Freiwerden und bei Beginn ihres excessiven Wachsthums wird die Sporenhaut gegen Schwefelsäure widerstandsfähig. — Cuticularisirte Membranschichten oder Membranen sind im Allgemeinen von Wasser schwer benetzbar, und imbibiren Wasser in geringerer Menge, als Häute, welche aus reinerer Cellulose bestehen. Eine Ausnahme von dieser Regel macht die Cuticula mancher jugendlicher Haargebilde: sie quillt in reinem Wasser stärker in Richtung der Fläche auf, als die nicht cuticularisirten Schichten der Zellhaut unter ihr, und hebt sich in Form umfangreicher Blasen von diesen ab. Besonders leicht geschieht dies an den Querscheidewänden von Haaren, die aus Längsreihen von Zellen bestehen. Dann wird es vollkommen klar, dass die Cuticula an den Gränzstellen zweier Zellen keinerlei Unterschied der Beschaffenheit von derjenigen der Stellen zeigt, welche die Aussenflächen von Zellen bekleiden. So z. B. an den Haaren junger Vegetationsorgane von Siphocampylus bicolor, junger Stamina von Tradescantia Sellowiana[2]), virginica u. A. Tradescantieen. — Auch die Cuticula vieler Narbenpapillen quillt in dem Nektar der Narbe in tangentaler Richtung stärker auf, als die von ihr bedeckte Zellhautstofflamelle. Sie wird durch den Contact der Enden wachsender Pollenschläuche leicht örtlich gelöset, so dass solche Schläuche dann zwischen Cuticula und Zellhautstofflamelle sich eindrängen[3]) — ein sehr verbreitetes Vorkommen. — Auch an Embryosackscheiteln, deren Cuticula stark entwickelt ist, drängen Pollenschlauchenden bisweilen zwischen diese und die Zellhautstoffmembran des Sackes sich ein; so z. B. bei Crocus vernus[4]).

Korkzellen. Die Zellwände des Korkes stimmen in vielen Stücken mit den vollständig cuticularisirten Zellmembranen überein. Stickstoff ist ein wesentlicher Bestandtheil derselben. Die Membranen des Korkes von Quercus suber enthalten in 100 Th. der mit Alkohol, Aether, Wasser und verdünnter Salzsäure ausgezogenen trockenen Substanz 2,3 Th. Stickstoff[5]); der Kork der Kartoffelschalen 2,091 Stickstoff[6]). Sie widerstehen der Einwirkung von Schwefelsäure in ähnlicher Weise, wie die Cuticula im engsten Sinne. Diese Widerstandsfähigkeit erhalten die Membranen der Korkzellen erst nach ihrer Anlegung, auf einer relativ vorgerückten Stufe der Ausbildung. Die Wände jugendlicher Korkzellen (im korkbildenden Cambium von Dracaena marginata, Sambucus nigra, Cereus peruvianus) werden von englischer Schwefelsäure sofort gelöset.

Mikrochemische Reactionen der Zellhäute. Wie in ihrer Zusammensetzung, so zeigen jugendliche Zellmembranen auch in ihren chemischen Reactionen, vor Allem in der Reaction gegen Iod eine weitgehende Uebereinstimmung. Wässerige oder alkoholische Iodlösung, frisch bereitet, färbt die Zellmembranen nicht, die Häute der Sporenmutterzellen von Flechten allein ausgenommen[7]).

1) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, p. 157. 2) Cohn in Linnaea 23, p. 358.

3) Hartig, neue Theorie der Befruchtung, Braunschw. 1842, p. 26; — v. Mohl in Linnaea 16, 1842, p. 412, u. verm. Schr., p. 265.

4) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 688.

5) Doepping in Woehler u. Liebig, Annalen 1843, 1, p. 286.

6) Mirbel u. Payen in Mém. Acad. des sc. Paris 20, p. 519.

7) Nägeli, Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 16. Mai.

Dagegen tritt Blaufärbung der von Wasser durchdrungenen Membran ein, wenn mit dem Iod gleichzeitig Iodwasserstoff, oder Iodkalium, Iodammonium, Iodzink, Phosphorsäure, Schwefelsäure, in einigen Fällen auch Salpetersäure einwirken. Für verschiedene Membranen ist die zum Hervorrufen der Färbung erforderliche Menge des bei derselben behülflichen Körpers sehr ungleich, für manche sehr gering, für andere beträchtlich. In alkoholischer Iodlösung, die längere Zeit unter Einfluss des Lichtes aufbewahrt wird, bildet sich stets, unter theilweiser Zersetzung der Lösungsflüssigkeit; Iodwasserstoffsäure. So kommt es, dass alte Iodtinctur manche Zellmembranen ohne Weiteres blau färbt. Iodwasserstoff wird gleichfalls gebildet, wenn Iodtinctur mit organischer Substanz in Berührung ist. Auch Iodwasser kann iodwasserstoffhaltig werden, wenn organische Substanz in ihm enthalten ist, und wenn längere Zeit hindurch Licht auf die Lösung einwirkt. — Wenn Iodtinctur und Zellmembranen zusammen eintrocknen, wirkt die entstandene Iodwasserstoffsäure in hoher Concentration auf die Zellhaut. Wird ein solches Präparat dann angefeuchtet, so pflegt die Bläuung der Membran mit besonderer Energie aufzutreten. — Die Blaufärbung erhält sich nur in so weit und so lange, als Wasser, Iod und der assistirende Körper gleichzeitig in der Membran enthalten sind. Bei Behandlung einer Membran z. B., die bei Wassergegenwart leicht sich bläuet, im trockenen Zustande mit alkoholischer Iodtinctur und rauchender Schwefelsäure tritt Bräunung, nicht Bläuung derselben ein. Eine Membran, die zuvor gebläuet, und dann durch Auswaschung von Iod und dem assistirenden Körper völlig befreit und farblos geworden war, färbt sich nicht aufs Neue blau, wenn säure- und iodmetallfreie Iodlösung ihr zugesetzt wird, sondern sie bleibt farblos oder wird gelblich. — Aeltere Zellmembranen, deren chemische Constitution denen der reinen Cellulose sich nähert, bläuen sich leichter, bei Gegenwart geringerer Mengen der assistirenden Körper und bei Gegenwart derjenigen unter diesen die minder energisch wirken, als solche, welche Kohlen- und Wasserstoff im Ueberschuss, oder welche Stickstoff enthalten. Die Behandlung schwierig zu bläuender Membranen oder Membranschichten mit solchen Mitteln, welche einen Rückstand von der Zusammensetzung der Cellulose hinterlassen, bewirken eine leichtere Bläuung dieses Rückstandes durch Iod und einen der assistirenden Stoffe. — Viele Membranen, welche auf vorgerückteren Entwickelungsstufen auf Zusatz einer Iodlösung und eines assistirenden Körpers mit Leichtigkeit die blaue Färbung annehmen, bläuen sich in frühester Jugend bei der gleichen Behandlung nicht. Der Farbenton sowohl, als die Intensität der Färbung einer durch Iod und einen der assistirenden Körper gefärbten Zellmembran sind abhängig von bestimmten Mengen des der Membran eingelagerten Iod: Geringe Mengen bringen bisweilen (doch selten) eine gelbliche Färbung hervor; beträchtliche Quantitäten eine blaue, übergrosse eine röthliche, bräunliche, endlich braungelbe. Zwischen den verschiedenen Tönen sind Mischfarben möglich. Innerhalb desselben Tones wird die Intensität der Färbung durch Zunahme der Menge des eingelagerten Iod erhöht.

In wässeriger Iodlösung, frisch hergestellt durch Einbringung von Iodsplittern in einen Tropfen destillirten Wassers auf dem Objectträger, färben sich die Membranen der Sporenschläuche und die zwischen ihnen stehenden gegliederten Haare (Paraphysen) von Flechten (Physcia ciliaris, Pertusaria leioplaca z. B.) sofort schön und rein blau; die aufgequollene

äusserste Schicht der Membranen zuerst[1]. Keine andere darauf untersuchte pflanzliche Membran nimmt unter den gleichen Umständen unverzüglich blaue Färbung an. Wohl aber tritt an solchen, welche bei Anwesenheit einer sehr geringen Menge eines der assistirenden Körper mit Iod sich bläuen, die Blaufärbung nach einiger Zeit ein, indem in der Flüssigkeit auf dem Objectträger Iodwasserstoff sich bildet. Um so schneller beginnt die Bläuung, je intensiver die Beleuchtung, je geringer im Verhältniss zu der des anwesenden Iods die des Wassers und der organischen Substanz ist, so dass der Untersuchende im Stand ist, die Verhältnisse so zu regeln, dass die Bläuung nach $^1/_4$, $^1/_2$, 1, 2—4 Stunden sich zeigt. So an Schnitten aus den Kotyledonen von Hymenaea coubaril, Tamarindus indica, aus dem Endosperm von Primulaceen, z. B. von Androsace septentrionalis, Cyclamen neapolitanum, in denen die Färbung mit Gelb beginnt, und allmälig durch Grün in Blau übergeht. Nach dem Hervortreten der Blaufärbung reagirt die Flüssigkeit sauer. Die Zellmembranen der Kotyledonen von Mucuna urens, welche dem sie benetzenden Wasser eine deutlich sauere Reaction ertheilen, beginnen bei Zusatz von Wasser und Iodsplittern sogleich sich blau zu färben. Die Membran bleibt aber längere Zeit — eine Stunde etwa — in der Umgebung aufgelegter Iodsplitter farblos, wenn die Schnitte mit reinem Wasser gut ausgewaschen wurden. Aehnlich Durchschnitte des Endosperms von Gladiolus segetum, bei denen die Bläuung noch rascher eintritt; von Iris acuta, bei welchen die Färbung aus Gelb durch Grün nach Blau geht[2].

Diese Membranen färben sich blau bei Behandlung mit Iod, welches in iodwasserstoffhaltigem Wasser gelöst ist. Die Bläuung tritt ebenfalls ein, wenn sie bei Gegenwart von Wasser mit alter — iodwasserstoffhaltiger — alkoholischer Iodtinctur benetzt werden. Eine ähnliche leicht erfolgende Bläuung, die bei gleichzeitiger Anwesenheit von wässeriger Iodlösung und sehr wenigem Iodwasserstoff schon erfolgt, zeigen noch viele andere Membranen: so die Zellmembranen einiger Algen, wie Ulva Linza, Ulva Lactuca, Sphaerococcus ciliatus[3], der Cetraria islandica, in niederem Grade andere Arten dieser und der Gattungen Roccella und Evernia[4], die der Urmutter- und Mutterzellen der Sporen von Laubmoosen[5], Jungermannieen[6], der dickwandigen Zellen der Kotyledonen von Schotia[7], von Tropaeolum[8], der Zellen des Endosperms mehrerer Arten von Primulaceen, Iris, Gladiolus, der Veltheimia viridiflora[9], die aufquellungsfähigen Schichten der Epidermiszellenmembran der Theilfrüchte von Salvien, Ocymum, der Samen von Collomia, Teesdalia, Cydonia, Plantago, Linum. Bei letzteren nimmt selbst die Cuticula an der Bläuung Theil[10].

Membranen, die bei solcher Behandlung farblos bleiben, bläuen sich bei Einwirkung concentrirterer Iodwasserstoffsäure. Bastzellen von Cannabis, Samenhaare von Gossypium z. B. nach 24stündiger Einwirkung der Säure und des Iods und nachherigem reichlichen Wasserzusatz[11]. Ich sah Baumwollenfasern nach Einbringung in concentrirte Lösung von Iod in bei 0° C. gesättigte Lösung von Iodwasserstoff in Wasser, und nach sofortiger Auswaschung mit Wasser und Alkohol sich augenblicklich blau mit leichtem Stiche ins Grüne färben. Das Blauwerden auf Wasserzusatz nach wiederholtem Eintrocknen mit alkoholischer Iodtinctur ist eine sehr allgemeine Eigenschaft der Membranen, deren chemische Zusammensetzung nur wenig von derjenigen der reinen Cellulose abweicht, oder der Reste von Membranen, welche nach Behandlung abweichend beschaffener Zellhäute mit Alkalien und Säuren zurück bleiben[12].

Eine Lösung von Iod in Iodkalium und Wasser färbt sehr viele Zellmembranen sofort blau, wenn sie in angemessener Verdünnung angewendet wird: z. B. die des Cambium von Pinus sylvestris und vieler anderer Nadel- und Laubhölzer, des Blattparenchyms von Aloë margari-

1) Nägeli, Sitzungsber. Bayer. Akad. 1863, 16. Mai. 2) Derselbe a. a. O.
3) v. Mohl, Flora 1840, verm. Schr., p. 348. 4) a. a. O. p. 337.
5) Lantzius-Beninga, de evolutione sporid. muscor. Gött. 1844, p. 7.
6) Gottsche in N. A. A. C. L. XIX, 4 (Haplomitrium) Hofmeister, vgl. Unters. 19 (Pellia).
7) Schleiden in Pogg. Ann. 1838, 43. N. A. A. C. L. XX, 2, Tf. 48, f. 73.
8) v. Mohl, Flora 1840, u. verm. Schr., p. 336. 9) Derselbe, ebd. p. 336, 341.
10) Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, p. 21. 11) Nägeli a. a. O.
12) v. Mohl a. a. O. p. 343.

tifera u. v. A. Energischer noch wirkt die Lösung in Wasser eines Gemenges von Chlorzink und Iodkalium, der freies Iod im Ueberschusse zugesetzt ist[1]); eines der bequemsten Reagentien zur Unterscheidung von Membranenschichten, die auf Iod verschieden reagiren. — Iodkaliumiod und Chlorzinkiod (wie das letzterwähnte Reagens gemeinhin der Kürze halber genannt wird) lassen mit besonderer Anschaulichkeit die Thatsache erkennen, dass bei Einlagerung einer sehr grossen Menge Iod in eine Membran deren Färbung aus der blauen in die braune übergeführt wird. Behandelt man einen Querschnitt des Cambium von Pinus sylvestris mit concentrirter Iodkaliumiodlösung, so färben sich dessen Zellwände braun. Bei allmäligem Wasserzusatz geht die Färbung durch röthlich und violet in reinblau über, während das Wasser dem Präparate sichtlich Iodlösung entzieht. — Ebenso in vielen andern Fällen: Parenchym der Blätter von Aloë- und Agavearten, Rindenparenchym von Sambucus nigra[2]), — und den Membranen von Oedogonium- und Spirogyrazellen bei Anwendung concentrirter Chlorzinkiodlösung. In gleicher Weise verhält sich eine concentrirtere Lösung von Iod in Iodwasserstoff. Baumwolle wird darin purpurbraun; bei Auswaschen mit Wasser geht die Färbung durch Purpurroth, Violet, Blau, endlich in Farblosigkeit über. Bei Gegenwart von Schwefelsäure werden pflanzliche Membranen mit besonderer Leichtigkeit gebläut[3]), auch solche, die bei Anwesenheit von Iodkalium oder Iodwasserstoff farblos bleiben: so die Membranen der meisten Holzzellen, der Bastzellen von Tilia u. A. Der Schwefelsäure ähnlich, doch minder energisch, wirkt Phosphorsäure: sie muss in syrupdicker Concentration der Lösung angewendet werden, um auf jugendliche Zellmembranen[4]) zu wirken. Die Gegenwart einer bestimmten Menge von Imbibitionswasser innerhalb der Membran ist ein unerlässliches Erforderniss, wenn dieselbe durch Iod und einen der assistirenden Körper blau gefärbt werden soll. Die Quantität dieses Minimum von Imbibitionswasser ist für verschiedene Zellhäute verschieden, im Allgemeinen aber ziemlich hoch. Wird z. B. zu einem Durchschnitte eines Kotyledon der Hymenaea coubaril, dessen Zellmembranen in Spuren von Iodwasserstoff enthaltenden Iodwasser sofort sich bläuen, eine concentrirte Lösung von Iod in Iodwasserstoff (bei 0° gesättigte wässerige Lösung, mit dem gleichen Volumen Wassers gemischt) gesetzt, so tritt keine Blaufärbung der Membranen, auch kein Aufquellen ein. Nach mehrstündigem Liegen in der braungelben Flüssigkeit sind die Zellmembranen nur blassgelblich gefärbt, vielleicht nur durch die Adhäsion einer dünnen Schicht der Lösung an die Schnittfläche. Jedenfalls wird von so concentrirter Iodwasserstofflösung nur sehr wenig durch die Membran imbibirt. Uebergiesst man aber ein solches Präparat mit destillirtem Wasser, so verwandeln sich die Zellmembranen augenblicklich in dunkelindigblauen Kleister. — Die quellenden Schichten der Epidermiszellenmembranen von Samen und Perikarpien nehmen eine blaue Färbung mit Iod erst dann an, wenn die Aufquellung ein bestimmtes Maass erreicht hat; in wasserarmer Iodtinctur bleiben sie farblos oder färben sich gelblich. — Sehr viele Membranen dichten Gefüges und geringerer Imbibitionsfähigkeit für Wasser färben sich mit Iod unter Mitwirkung eines der assistirenden Körper erst dann blau, wenn durch Behandlung mit die Quellungsfähigkeit steigendern Stoffen (S. 227) das Imbibitionsvermögen der Membran für Wasser erhöhet worden ist. Die meisten Mittel, welche die Bläuungsfähigkeit der Zellhaut durch Iod bedingen oder sie vorbereiten, machen dieselbe aufschwellen; etwa in folgender aufsteigenden Reihenfolge: Iodkalium, Iodzink, Salpetersäure, Phosphorsäure, Kalilauge, Iodwasserstoff, Schwefelsäure. Die energischst wirkenden derselben lösen sogar viele Zellmembranen theilweise oder vollständig. Zellhäute, welche bei Anwesenheit sehr geringer Mengen assistirender Körper durch Iod gebläuet werden, sind meist sehr quellungsfähig: so die der Samenschalen von Collomia, der Sporenmutterzellen von Muscineen, und wenn auch im geringeren Grade doch immer noch beträchtlich die der Kotyledonen der oben genannten Leguminosen, des Endosperms von Primulaceen und Irideen. Daraus darf indess nicht geschlossen werden,

1) Bereitung: Zink wird mit Salzsäure übergossen, bei Gegenwart von überschüssigem Zink zur Syrupdicke abgedampft, Iodkalium bis zur Sättigung darin gelöst, endlich metallisches Iod zugesetzt (Schultze von Rostock). 2) Nägeli a. a. O.

3) Schleiden in Pogg. Ann. 1838, p. 43; Beitr. z. Bot., p. 164.

4) Mulder, physiol. Chemie, p. 475.

dass die Blaufärbung der Zellhaut durch Iod von einer bestimmten Höhe des Wassergehalts der Zellhaut ursächlich bedingt sei. Denn wenn die, durch eines des vorbereitenden und assistirenden Mittel gelockerte, durch Iod gefärbte Zellhaut mittelst sorgfältiger Waschung von Iod und von dem assistirenden Mittel vollständig gereinigt wird, sotritt bei Zusatz von neuem Iod allein die Blaufärbung nicht wieder ein; sondern erst wenn einer der assistirenden Körper gleichzeitig angewendet wird, oder — wie Iodwasserstoff — aus dem mit dem Präparate in Berührung stehendem Iod nachträglich sich bildet. Wenn Baumwolle, die in Schwefelsäure zu durchsichtiger Gallerte aufgequollen, und durch Iod schön blau gefärbt war, mit destillirtem Wasser ausgewaschen wird, so läuft die Flüssigkeit mit brauner Farbe ab, während die blaue der Gallerte verblasst, endlich schwindet. Ist die Säure völlig beseitigt, so ruft der Zusatz von neuem Iod keine blaue, sondern gelbe Färbung hervor. Zusatz von Schwefelsäure aber verwandelt diese sofort wieder in Blau[1]). Die Erscheinung ist eine allgemeine; viele schlagende Beispiele für die verschiedenen assistirenden Körper giebt Nägeli[2]). Die Blaufärbung solcher Membranen bei Zusammenwirken des Iods und eines der assistirenden Körper ist somit nur mittelbar abhängig von der Auflockerung, der Steigerung des Imbibitionsvermögens der Membransubstanz. Lässt man z. B. Baumwolle in verdünnter Schwefelsäure (englischer mit gleichem Volumen Wasser) einige Tage lang aufquellen; wäscht man dann das Präparat sorgfältig, bis zum Verschwinden jeder sauern Reaction wieder aus, so wird es von frisch auf dem Objectträger bereiteter wasserhaltiger Iodtinctur nicht gebläuet, wohl aber tritt die Bläuung ein, wenn nur eine Spur Schwefelsäure, oder Iodwasserstoff, oder Iodkalium mit der Iodtinctur an das Präparat gebracht wird. Die gequollene Membran wird durch Iodlösung allein zwar nicht blau gefärbt. Aber ganz geringe Mengen assistirender Substanzen, welche auf die nicht gequollene Membran ohne alle Einwirkung geblieben sein würden, rufen die blaue Färbung hervor.

Verweilen vollkommen trockene vegetabilische Membranen längere Zeit in einem von Ioddämpfen erfüllten geschlossenen Raume, so lagern sie Ioddämpfe ein und färben sich braungelb bis dunkelbraun. Durch Quellungsmittel künstlich gelockerte, dann ausgewaschene und getrocknete Membranen nehmen grössere Mengen von Iod in gleicher Zeiteinheit auf, als Membranen derselben Art, welche nicht gequollen waren. In verdünnter Schwefelsäure gequollene, und nach Auswaschung getrocknete Baumwolle, die mit Stücken von Iod und von geschmolzenem Chlorcalcium gleichzeitig mit frischer Baumwolle in eine Glasflasche eingeschlossen wurde, färbte sich tiefbraun; die frische Baumwolle nur blass braungelb. Die mikroskopische Beobachtung zeigt an satter gefärbten Membranen mit völliger Deutlichkeit, dass die Färbung nicht von der Auflagerung einer dünnen Iodschicht auf die Aussen- oder Schnittflächen herrührt, sondern dass der nämliche Farbenton gleichartig die ganze Wanddicke durchdringt. Die Affinität der Ioddämpfe zur trockenen Zellhaut ist eine sehr geringe. Bei Wasserzusatz tritt augenblicklich Entfärbung des Präparats ein (so bei tiefbraun gefärbten, gequollen gewesener Baumwolle), welche nur bei Membranen, die schon bei Anwesenheit äusserst geringer Mengen assistirender Körper mit Iod sich bläuen, nach einiger Zeit in Bläuung übergeht. So sah ich z. B. die Zellhäute von trockenen Durchschnitten aus Kotyledonen von Hymenaea coubaril, welche 24 Stunden lang Ioddämpfen ausgesetzt gewesen waren, und deren Zelleninhalt dabei eine tief braune, deren Zellmembranen eine sehr leichte gelbliche Färbung angenommen hatten, auf Wasserzusatz farblos werden. Nach 10 Secunden schon trat aber an einzelnen Stellen des Präparats Bläuung ein, von da aus rasch sich verbreitend. Die Imbibitionsflüssigkeit des Präparats reagirte jetzt deutlich sauer. Nach 5 Minuten verschwand allmälig die Bläuung, und mit ihr die saure Reaction. Das auf dem Objectträger befindliche Wasser hatte offenbar die geringe Menge neu gebildeten Iodwasserstoff aus der Membran ausgezogen. Auflegung von Iodsplittern und Behandlung mit frischer Iodtinktur stellten die Blaufärbung nicht sofort wieder her.

Cuticularisirte oder stark verholzte Zellmembranen werden durch Behandlung mit Iod und einem der assistirenden Körper nicht blau, sondern gelb gefärbt.

1) v. Liebig in Ann. Ch. u. Pharm. 1842, p. 308. 2) Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 16. Mai.

Die Färbung ist um so entschiedener gelb, je vollständiger die Cuticularisirung oder die Verholzung einer Membran oder Membranlamelle ist. Zellhäute oder Zellhautschichten, deren chemische Constitution von derjenigen der reinen Cellulose nicht weit abweicht, erhalten bei Behandlung mit Iod und einem energisch Quellung erregenden assistirenden Körper Mischfarben zwischen Gelb und Blau. — Wie in der chemischen Zusammensetzung, so zeigen auch in diesen mikrochemischen Reactionen die verschiedenen Schichten oder Stellen einer und derselben Membran die beträchtlichsten Verschiedenheiten. Dickwandige Zellen innerer Gewebe widerstehen gemeinhin in ihren äussersten und inneren Schichten der Bläuung hartnäckiger, als in der mittleren; Epidermiszellen bläuen am schwierigsten die Cuticula im engsten Sinne; von dieser nach Innen nimmt die Leichtigkeit der Bläuung der Membranschichten rasch zu. — Die Behandlung mit denselben Reagentien, welche aus den Membranen alter Gewebe einen Rückstand reiner Cellulose darstellen (S. 246), verleihet auch den am stärksten cuticularisirten oder verholzten Membranschichten die Fähigkeit, mit Iod sich leicht zu bläuen. Cuticularisirte Epidermis- und Korkzellenmembranen erhalten dieses Vermögen am leichtesten durch länger dauernde Maceration in kalter Kalilauge; die am stärksten der Einwirkung der Schwefelsäure widerstehenden Lamellen dickwandiger Zellen innerer Gewebe, insbesondere der Holz und Bastzellen, durch lange Maceration oder kurzes Kochen in Salpetersäure, oder durch Maceration in einem Gemenge von Salpetersäure und chlorsaurem Kali. So lässt sich auch auf mikrochemischem Wege die Cellulose als der Grundbestandtheil aller vegetabilischen Membranen nachweisen[1].

Die äusserste Lamelle von Epidermiszellenmembran, die Cuticula im engsten Sinne, verhält sich selbst nach ziemlich langer Maceration in Kalinoch abweichend: sie färbt sich gelb[2]. Aber auch diese äusserste Lamelle der Epidermiszelle der Blätter von Hoya carnosa, Orchis Morio sah ich in Iodkaliumiod deutlich sich bläuen, wenn die Maceration bei Luftausschluss und in bisweilen erneueter Kalilauge etwa 3 Wochen lang fortgesetzt worden war[3]. Die zuvor sich nicht bläuenden Schichten quellen bei diesem Verfahren etwas auf; auch sieht man, dass aus denselben viele kleine Tröpfchen einer zähen Flüssigkeit austreten, welche mit der Kalilauge sich nicht mischt, und durch Iod gelb gefärbt wird[4]. Zellen alten Markes, dickwandige Parenchymzellen, Bastzellen und Holzzellen aller Art, Gefässzellen erlangen die Bläuungsfähigkeit leicht durch lange fortgesetzte Maceration in verdünnter, oder bequemer durch kurzdauerndes Kochen in mässig concentrirter Salpetersäure. Auch bei dickwandigen Parenchym- und Bastzellen, und noch ausgeprägter bei Holzzellen widersteht eine äusserste Schicht der Membran sehr hartnäckig, dem Einflusse der Säure. Aber eine etwas länger fortgesetzte Einwirkung derselben macht diese äusserste Lamelle (Cuticula der Holzzellen Harting's) auch in solchen Präparaten bläuungsfähig, in denen sie zuvor mit Iod und einem der assistirenden Stoffe sich nur gelb färbte[5]. Noch kräftiger wirken Königswasser, sowie eine gesättigte Lösung von chlorsaurem Kali in rauchender Salpetersäure. Nach mehrtägigem Liegen in ersterer bläut sich auf Zusatz von Iod und Schwefelsäure die mittlere, cuticulare Schicht der Sporenmembran von Spirogyra jugalis Kütz.[6]. Eine achttägige Maceration in letzterer ertheilt allen Theilen der Zellenmembranen des Holzes von Coniferen, namentlich auch des Taxodium distichum, die Fähigkeit mit Iod und Schwefelsäure sich zu bläuen. — Eine Ausnahme von der gewöhnlichen Reaction der Cuticula bietet die der Samen von Linum usitatissimum. Sie färbt

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1847. 2) Derselbe in Bot. Zeit. 1847, p. 501.
3) Hofmeister, Ber. Sächs. G. d. W. 1858, 21, Anm.
4) v. Mohl in Bot. Zeit. 1847, p. 499. 5) Derselbe in Bot. Zeit. 1847, p. 504, 548.
6) Pringsheim in Flora 1852, p. 471.

sich mit Lösung von Iod in Iodkalium graublau[1]). Eine noch auffallendere Ausnahme von der Reaction auf Iod anderer Zellmembranen zeigen die darauf untersuchten Fleischpilze, Basidiosporeen wie Ascomyceten: sie lassen sich mittelst Iods und eines assistirenden Körpers nicht blau färben[2]). Viele der unter der Bezeichnung der Schimmelpilze zusammengeworfenen Pflanzenformen verhalten sich ähnlich. Doch bläuen sich die Zellmembranen von Saprolegnieen und Peronosporeen leicht durch Iod und Schwefelsäure[3]). Einige Zellhäute werden im Moment des Entstehens durch Iod im Gemenge mit anderen Körpern nicht gebläuet, während nach einiger Zeit dasselbe Mittel die Blaufärbung mit Leichtigkeit in ihnen hervorruft. Die sackförmige Membran, welche von der austretenden Schwärmspore eines Oedogonium oder einer Bulbochaete sich abhebt, lässt sich zunächst durch Chlorzinkiod nicht blau färben; später sehr leicht[4]). Die ganz junge Membran der Spore von Equisetum limosum wird durch Chlorzinkiod gelb gefärbt, später blau; noch später verschwindet die Fähigkeit der Bläuung in den äusseren Schichten wieder[5]). Die ganz junge Membran der Tetraden des Phajus Wallichii wird durch Chlorzinkiod gelb gefärbt; wenig später erscheint sie in eine Cuticula und eine innere, mit Chlorzinkiod sich bläuende Schicht differenzirt[6]). So auch die junge und die ausgebildete Innenhaut des Pollens von Mirabilis longiflora[7]).

»Zur Bläuung der Zellmembran durch Iod ist nothwendig, dass dieselbe nicht nur die richtige physikalische und chemische Beschaffenheit besitze, sondern auch, dass ausser dem färbenden Iod eine der assistirenden Verbindungen anwesend sei. Die letzteren bewirken eine gewisse Beschaffenheit der Molecularconstitution, sei es rücksichtlich der Anordnung der kleinsten Theilchen, sei es rücksichtlich der Vertheilung ihrer wirksamen Kräfte, wodurch die Einlagerung der Iodtheile mit blauer Farbe bewirkt wird. Auf die Blaufärbung üben die Iodverbindungen als assistirende Medien eine specifische Wirkung aus. Es ist wahrscheinlich, dass Chlorzink, Schwefelsäure und Phosphorsäure nicht selber es sind, welche die Blaufärbung durch Iod verursachen, sondern dass unter ihrer Mitwirkung sich erst Iodwasserstoff bildet, entweder durch Zersetzung von Alkohol, wenn Iodtinctur angewendet wird, oder durch Zersetzung irgend einer organischen Verbindung. . . . . Es sind dies weiter nichts als Vermuthungen. Für die Theorie der Wirkungsweise des Iod wäre es wohl der Mühe werth, wenn ein Chemiker durch Versuche die Frage zur Entscheidung brächte, welche chemische Verbindungen anwesend sein müssen, um die Einlagerung des Iod mit blauer Farbe in die Zellmembranen zu veranlassen«[8]).

Desorganisation der Zellhaut durch chemische Umsetzung. In zahlreichen Fällen der Anhäufung von Stoffen, welche der Vegetation nicht weiter dienen, im Innern von Zellen verlieren die Häute solcher Zellen ihre eigenartige Structur, und es geht ihre Substanz in die Masse des in den Zellräumen angesammelten Stoffes von fremdartiger chemischer Zusammensetzung ein. Es werden durch Verflüssigung der Wände ganzer Zellengruppen intercellulare Räume gebildet, welche von dem fremden Körper erfüllt sind. Verbreitet ist dieser Vorgang bei der Häufung ätherischer Oele und der aus ihnen entstandenen, in ihnen gelösten Harze in bestimmten Theilen lebender Pflanzen; minder verbreitet bei der Bildung von Viscin im Inneren von Zellen.

---

1) Hofmeister a. a. O. 2) Schacht, Pflanzenzelle, p. 143 ff.
3) Pringsheim in N. A. A. C. L. 23, 1, Tf. 46, f. 16.
4) Pringsheim in dessen Jahrb. 1, p. 28. 5) Hofmeister in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 283.
6) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. Wiss. 7, p. 650. 7) Schacht in Pringsh. Jahrb. 2, p. 117.
8) Nägeli a. a. O., vorletzte Seite der Abhandlung.

Mit Leichtigkeit und Sicherheit ist dieses Verhältniss an den vielzelligen Haaren (sogen. Drüsen) der Blattorgane der Blüthen von Dictamnus albus zu constatiren; besonders an den Haaren der Aussenseite des Fruchtknotens. Diese Organe, theils von langgezogener Keulenform, theils verkehrt eyförmig, sind in der Jugend Massen aus gleichartigem Zellgewebe, durch und durch aus polygonalen, isodiametrischen, zartwandigen Zellen aufgebaut. In den inneren Gewebzellen des oberen, dickeren Endes dieser Haargebilde tritt zeitig eine grosse Anzahl sehr kleiner Tropfen ätherischen Oels auf. Die Masse und Grösse dieser Tropfen nimmt zu. Bald erscheinen die Zellwände der Mittelgegend des Endstücks verflüssigt, die Oeltröpfchen fliessen zu grösseren Tropfen zusammen. Die Verflüssigung der Zellwände schreitet nach der Peripherie hin vor; bald nach dem Abfallen der Corolle sind nur die zwei bis vier Zellschichten zunächst unter der Aussenfläche des Haarendes noch intact. Sie umschliessen einen relativ grossen Hohlraum, welcher einen umfangreichen Oeltropfen und etwas schleimig-wässerige Flüssigkeit enthält[1]. — Aehnlich ist der Hergang bei Bildung der Harzbehälter in chlorophyllhaltigen Theilen und im Holze der Coniferen. Die Harzgänge in der Rinde und in den Blättern des Podocarpus salicifolius »entstehen durch Erweiterung einzelner senkrechter Zellenreihen und Aufsaugung ihrer wagrecht sich berührenden Wände« [2]. Auf im Sommer gefertigten Querdurchschnitten von Astknospen der Pinus Laricio Poir., welche zur Entfaltung im nächsten Frühlinge bestimmt sind, erkennt man deutlich, dass die Anlagen der künftigen Harzgänge, soweit sie nicht bereits vollständig ausgebildet sind, aus Strängen von Zellen, auf dem Querschnitt 2—5 an der Zahl bestehen; — diese Zellen enthalten Balsam in Gestalt vieler kleiner Tröpfchen. In dem die balsamhaltigen Zellstränge umgebenden Gewebe ist wiederholte Zelltheilung durch Scheidewände erfolgt, welche zu den werdenden Harzgängen tangental stehen. Indem die Wände der Zellen des balsamhaltigen Stranges sich verflüssigen, entsteht der Harzgang. — Auch die Harzbehälter im Holze der Fichten und Föhren, z. B. von Pinus Strobus, sind in der Jugend Gruppen zartwandiger Holzzellen, die mit Balsam sich füllen, und darauf durch Verflüssigung ihrer Wände zu einem gemeinsamen Hohlraume zusammentreten[3]. Bei Pinus Picea L. häuft sich Harz in Holzparenchymzellen an, welche zuvor Amylum enthielten. Wo solche Zellen in Gruppen oder Strängen beisammen stehen, pflegt Verflüssigung der Berührungswände der harzhaltigen Zellen einzutreten; so erfolgt die Bildung einer Harzhöhle oder eines Harzganges[4]. — Auch andere Harze, wie Copal, Stocklack u. s. w. geben durch das nicht seltene Vorkommen eingeschlossener, zum Theil in Harz übergegangener Gewebetheile der Stammpflanzen zu erkennen, dass die Substanz von Zellwänden in die Masse des Harzes eingetreten ist[5]. Einen ähnlichen Erfolg hat die Häufung des Gehalts der Pflanzenzellen an Viscin. Bei Bildung der Caudicula und Retinaculae der Ophrydeen tritt in den relativ grossen dickwandigen Zellen eines Gewebstranges, welcher vom unteren Ende jedes Antherenfaches bis an das stumpfe vorgezogene untere Ende jeder Antherenhälfte herabreicht, eine viscinähnliche Substanz in zahlreichen kleinen Tropfen auf. Zwei Gruppen ähnlicher kleinerer Zellen differenziren sich im Innern des Rostellum vom übrigen Gewebe. Bald beginnt eine, von Aussen nach Innen fortschreitende Verflüssigung der Membranen dieser Zellen. Die Zellen vereinzeln sich leicht. Endlich zerfliessen die Zellwände völlig; der viscinartige Inhalt tritt zu Massen von bestimmter, nach der Höhlung der angränzenden Gewebe sich modelnder Form zusammen. Der Inhalt jeder der unteren Verlängerungen der Antherenhälften wird zu einem Strange, der in Folge Austrocknens der umgebenden Gewebe eine geringe, aber sehr vollkommene Elasticität erlangt, der Caudicula; der Inhalt der verflüssigten Zellen des Rostelluminneren zu einem Ballen von Viscinsubstanz, welcher durch Flüssigkeitsaussonderung des von Unten ihm angränzenden Gewebes dauernd feucht und klebriger halten wird, dem Retinaculum. Wenn durch Austrocknen der Antherenwand und der zur Anthere gewendeten Gewebschicht der Aussenfläche

1) Der fertige Zustand ist von Meyen geschildert: Secretionsorg. d. Pfl. p. 36.
2) Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, p. 138.
3) Meyen, Secretionsorgane der Pfl. p. 20. 4) Dippel in Bot. Zeit. 1863, p. 258.
5) Wigand, in Pringsh. Jahrb. 3, p. 164.

des Rostellum diese zerreissen, berührt das untere Ende jeder Caudicula die obere Fläche eines Retinaculum, und heftet sich dieser an [1]).

In den Zellen schon des unbefruchteten und des eben befruchteten Germen von Viscum album und Loranthus europaeus ist viel Viscin in Gestalt sehr zahlreicher kleiner sphärischer Ballen aus zähe schleimiger Substanz enthalten. Während der Reifung nimmt die Menge des Viscins mit der Grösse der Zellen der Fruchtwand zu, — bei herannahender Reife geht die Substanz der Wände vieler Zellen des inneren Gewebes der Fruchtwand in den klebrigen zähen Brei über, zu welchem die Gewebmasse zwischen Epicarpium und Samen sich umgestaltet. — Bei anderen Loranthaceen und bei einigen Santalaceen werden die Wände der Zellen bestimmter Gewebsgruppen der Fruchtwand nur excessiv quellungsfähig: drei Gruppen zu dendritischen Verzweigungssystemen zusammen geordneter Zellen bei Myzodendron [2]); eine einfache Schicht langgestreckter Zellen unter dem Epicarpium bei Lepidoceras [3]).

Nach einer Richtung hin fallen diese Vorgänge unter den nämlichen Gesichtspunkt, wie die im § 29 (S. 234) besprochene Auflösung fester Zellmembranen in und zu gummiartigen Substanzen. Und es gilt von ihnen das dort schon hervorgehobene: wohl geht die Substanz der Zellmembranen mit ein in die des ätherischen Oeles, des Terpentins, des Viscins. Aber diese Stoffe entstehen nicht als solche aus den Zellhäuten [4]).

Wie es sich mit der Umwandlung von Zellmembranen zu Wachs verhält, welche Karsten von den Epidermiszellen des Stammes von Klopstockia cerifera [5]) und der Cuticula der Früchte von Myrica caracasana beschreibt [6]), darüber kann erst die zur Zeit noch unbekannte Entwickelungsgeschichte dieser Organe Aufschluss geben.

§ 31.

Verbindung der Zellen zu Geweben.

Wo neu entstandene, jugendliche Zellmembranen sich gegenseitig dicht berühren, da verschmilzt die gleichartige Substanz derselben zu einer homogenen Platte. Die Verbindung ist eine so innige, dass sie durch mechanische Mittel nicht aufgehoben werden kann. Bei nachträglicher Differenzirung auf solche Weise verwachsener Zellmembranen in Schichten verschiedener Beschaffenheit wird eine aus den äussersten Lamellen beider einander berührenden Zellhäute bestehende, gemeinsame Platte gleichartiger Beschaffenheit gebildet, in deren Mittelebene, dem Auge nicht erkennbar, die ursprüngliche Berührungsfläche beider Zellmembranen verlauft. Diese Verhältnisse treten ein ebensowohl zwischen Zellmembranen, welche bereits im Momente der Ausscheidung aus protoplasmatischem Zellinhalte in allen Punkten einander berühren, — wie dies bei der Scheidewandbildung in Mutterzellen, der Fächerung ihres ganzen Innenraumes in mehrere die Mutterzelle gleich von Anfang an ausfüllende Tochterzellen geschieht — als auch zwischen Zellen, die ursprünglich frei in Folge von Wachsthumsvorgängen weiterhin mit einander in Berührung treten; unter Umständen auch dann, wenn im Zeitpunkte des Beginns des Contacts die Zellen bereits feste, der Einwirkung von Wasser dauernd widerstehende Zellen besitzen.

---

1) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 652.
2) J. D. Hooker, Flora antarctica 2, Tf. 104.
3) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 6, p. 552.
4) Wie Karsten und Wigand an den S. 234 citirten Stellen darzuthun gesucht hatten.
5) Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, p. 39. 6) Bot. Zeit. 1857, p. 314.

Die Scheidewände, welche in sich theilenden Mutterzellen auftreten, stellen sich auf dem Durchschnitt senkrecht zur Fläche stets als homogene Platten dar, mögen sie allmälig, durch Ausscheidung von fest werdender Membransubstanz, welche der Abschnürung des protoplasmatischen Inhalts zu Tochterzellen begleitet, entstanden sein, oder durch plötzliche Erhärtung einer, zwei Primordialzellen trennenden Lamelle aus zunächst noch weicherem, mit Wasser zerfliessendem Stoffe. Kein optisches Hülfsmittel, kein chemisches Reagens vermag eine Zusammensetzung dieser Membran aus zwei besonderen Platten nachzuweisen. Die Homogeneität der neu gebildeten Wand erhält sich unter Umständen ziemlich lange, bis nach merklicher Dickenzunahme der Membran, z. B. im jungen, frisch aus dem Cambium hervorgegangenen Holze von Coniferen in den tangental stehenden Längswänden[1]). Tritt dann Differenzirung der Membran in Schichten ein, so wird stets eine mittlere, beiden Zellen gemeinsame Membranlamelle wesentlich homogener Beschaffenheit zwischen paarigen, je einer der Zellen für sich angehörigen Lamellen ausgebildet. Die Gränzen fest verbundener Zellen eines Gewebes sind nicht direct sichtbar. Auf dem Durchschnitt des Gewebes stellen sie sich dar als die idealen Mittellinien von Streifen, welche durch zwei parallele Linien, die Innengränzen der peripherischen Lamellen der beiden Zellwände, begränzt sind[2]) (vgl. z. B. die Fig. 48. S. 175). In den Berührungskanten zwischen drei oder mehr Zellen sind die mehr als einer Zelle gemeinsamen äussersten Schichten selbstredend dicker als zwischen nur zwei Zellen. An diesen Orten geht häufig z. B. im Holzgewebe der Coniferen und vieler Laubhölzer, im dickwandigen Rindengewebe vieler gestreckter Zellen, im Parenchym der Kotyledonen vieler Leguminosen) in der gemeinsamen Schicht eine Differenzirung der Substanz in drei- oder mehrkantige Balken die in den Achsen der Berührungskanten verlaufen, und in dünnere Platten vor sich, welche von aussen diese Balken begleiten. Beide unterscheiden sich durch abweichendes Lichtbrechungsvermögen, abweichende mikrochemische Reactionen und durch verschiedenes Widerstandsvermögen gegen auflösende Reagentien. Jene differenzirten Massen von Form kantiger, in den Berührungskanten von drei oder mehr Zellen des Holzes von Coniferen und Dikotyledonen verlaufender Balken werden von Schwefelsäure gar nicht angegriffen[3]). Sie nehmen bei Behandlung mit Iod und Schwefelsäure an Präparaten, die einige Zeit lang in Salpetersäure gekocht wurden, die blaue Färbung noch nicht an, während diese in den jene Balken einschliessenden Platten der äussersten Membranlamellen schon eintritt[4]).

Die Verbindung ursprünglich frei entstandener Zellen zu geschlossenen Geweben ist dann nicht wesentlich von derjenigen verschieden, welche aus der Scheidewandbildung in den Mutterzellen hervorgeht, wenn die freien Zellen noch in primordialem Zustande dicht aneinanderlagern, und wachsend durch gegenseitigen Druck sich polygonal gestalten, so dass sie in allen Punkten der Gränzflächen einander berühren. Tritt dann die Erhärtung der Zellmembran ein — wie bei Entwickelung von Endosperm durch freie Zellbildung (S. 116), — so sind die festen Membranen zunächst je zwei Nachbarzellen nothwendig gemeinschaftlich. Das mikroskopische Bild des Durchschnitts auch aus Zellen mit lamellösen Membranen bestehender solcher Gewebe ist in dem hier in Frage kommenden Punkte denn auch demjenigen vegetativer Gewebe gleichartig. Die Mittellamelle jeder, zwei Zellenhöhlen trennenden Wand ist beiden Zellen gemeinsam (leicht zu constatiren an jedem dünnen Durchschnitte reifen Endosperms einer Iridee, Liliacee, Palme). Aber auch wenn die vereinigten Zellen schon vor dem

---

1) Unger in Bot. Zeit. 1847, Tf. 5, f. 1, 2, 5.

2) Dieses ganz allgemein verbreitete Verhältniss wurde zuerst durch Hartig mit Nachdruck hervorgehoben (Beitr. z. Entwickelungsgesch. Berlin 1843, p. 8), und seitdem allseitig anerkannt (vgl. namentlich v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 338).

3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1847, p. 548. 4) Derselbe, ebendaselbst.

Zusammentritt dem Wasser widerstehende Membranen besassen, kommt die gleiche Erscheinung zu Stande. So bei dem Anwachsen der erhärtenden Membran der Ansatzflächen der Keimbläschen der Phanerogamen an die Innenwand des Embryosacks, bei der Verwachsung der Hyphen (gegliederten Zellfäden) der complicirter gebauten Pilze[1]) und der Flechten. Wenn auch bei letzteren die Apposition der in parallelen Richtungen wachsenden Hyphen oft eine so nahe ist, dass ein Bündel derselben auch an den jüngsten Enden den Eindruck einer geschlossenen Gewebemasse macht[2]), so unterliegt es doch keinem Zweifel, dass der Analogie mit jüngeren Entwickelungszuständen derselben, und mit allen Entwickelungszuständen verwandter Formen nach die Thallusbildung auch von Usneen, Rhizomorphen u. s. w. aufzufassen ist, als das Zusammentreten und Verwachsen von einander ursprünglich freier Zellreihen. Die Verbindung dieser Zellreihen unter einander ist analog dem Anwachsen befruchteter (oder in selteneren Fällen unbefruchteter) Keimbläschen an der Wand des Embryosackes von Phanerogamen. Wo an diesen Verwachsungsstellen Andeutungen eines lamellösen Baues erkannt werden können, da ist die Mittellamelle eine unpaare, den Keimbläschen, beziehendlich der obersten Zelle des Embryoträgers, und dem Embryosacke gemeinsame[3]). Das Gleiche gilt von der Verwachsung der Membran der peripherischen Endospermzellen mit derjenigen des Embryosacks bei Irideen, Liliaceen, Polemoniaceen u. s. w.

Sehr wahrscheinlich bestehen ähnliche Verhältnisse zwischen der zu Tafeln oder hohlen Netzen familienweise vereinigten Zellen der Hydrodictyeen (Hydrodictyon, Pediastrum, Coelastrum), die an den Berührungsflächen je zweier Zellen eine beiden gemeinsame, bei Hydrodictyon hoch cuticularisirte Mittellamelle der Wand zeigen. Die vorliegenden Angaben über Entwickelung der Netze sprechen sich indess nicht darüber aus, ob die Zellen vor dem Zusammentreten zu Familien schon feste Zellhäute besitzen oder nicht. Nach den Abbildungen A. Braun's (Verjüngung, Tf. 2) scheint aber das Erstere ausser Zweifel.

Ursprünglich getrennt gewesene vegetative Zellen, auch solche die verschiedenen Organen und selbst verschiedenen Individuen angehören, verwachsen bei Berührung mit den Aussenflächen ihrer Wände, dafern diese von gleicher oder annähernd gleicher Beschaffenheit sind; — eine Uebereinstimmung, welche vorzugsweise unter jugendlichen Zellen oder Gewebsmassen besteht.

Sehr viele der Verwachsungen differenter Organen derselben Pflanze, z. B. die meisten Verwachsungen von Blüthentheilen der Phanerogamen, beruhen ganz vorwiegend auf intercalarem Wachsthume und intercalarer Zellvermehrung innerhalb der gemeinsamen, durch Wachsthum des tragenden Organs erhobenen Basis zweier verwachsenden Organe: so die sogenannte Anwachsung des Kelchs an den Fruchtknoten epigyner Blüthen; — oder auch intercalarer Zellvermehrung innerhalb einer sehr kleinen Stelle einer sehr frühe erfolgten wirklichen Verwachsung, so die der Staubfäden der Primulaceen mit der Corolle. Aber auch die Verwachsung ausgebildeter Gewebmassen mit festen Wänden auf weite Strecken hin hat in diesem Gebiet zahlreiche Beispiele: die Verwachsung des Ovulum — einer flach kegelförmigen Zellenmasse — mit der Innenwand des einfächerigen Germens der Loranthaceen; die Verwachsung der Spalte des Karpells der monomeren Pistille wie derer von Berberideen, Nyctagineen u. s. w. [4]). Vollständigst ist endlich auch die Verwachsung zwischen den Geweben parasitischer Gefässpflan-

1) Schmitz in Linnaea 17, p. 417. 2) Schwendtner, in Nägeli's Beitr. z. Bot. 2, p. 109 ff.

3) So z. B. bei Viscum album: Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 6, Tf. 7, f. 6, Tf. 8, f. 3—5; — Crocus (dieselbe Abh. 7, Tf. 24, f. 3; in dieser Abbildung ist die Führung des einen Contour beim Stiche nicht gelungen).

4) Näheres über diesen weitschichtigen Stoff in Bd. 3 unseres Buches.

zen und denjenigen der sie ernährenden Gewächse, z. B. zwischen dem Holze von Viscum album und Pyrus malus, dem Parenchym von Cytinus hypocistis und Cistus salvifolius. Wo dickwandigere Zellen des Parasiten dickwandigeren der Nährpflanze angränzen, da ist die Mittellamelle der Wand den beiden benachbarten Zellen ebenso gut gemeinsam, wie z. B. in der Rindenschicht eines Endocarpon, dem Fruchtlager einer Physcia, der Volva eines Geaster, der Rinde eines Tuber. Das Gleiche gilt von den Verwachsungsstellen der Embryonen von Polypodiaceen mit der Innenfläche der durch Wachsthum sich vergrössernden Centralzelle der befruchteten Archegonien. Die Mittellamelle lässt sich hier durch Maceration zarter Durchschnitte in Schwefelsäure isolirt darstellen[1]).

Der Zusammenhang zwischen den Aussenflächen der Membranen von Zellen, welche in Folge successiver Theilung einer Mutterzelle oder einer Gruppe bereits verbundener Mutterzellen zu geschlossenem Gewebe vereinigt sind, kann zwar durch keine gewaltsame, plötzliche Zerrung oder Dehnung, durch kein chemisches Reagens, welches nicht (wie die Schultze'sche Macerationsflüssigkeit) die äusseren Schichten der Zellhäute verflüssigt, aufgehoben werden. Wohl aber trennen sich die innigst verbunden gewesenen Aussenflächen der Zellhäute häufig, stellenweise oder vollständig, in Folge ungleichen Flächenwachsthums der Membranen selbst. Die Zunahme der Flächenausdehnung setzt die bis dahin gemeinsame Mittellamelle in Spannung, sie spaltet sich in zwei oder mehrere Blätter; diese strecken sich und es entsteht zwischen ihnen eine Lücke, ein Intercellularraum.

Eine solche Steigerung des Flächenwachsthums kann auf einem umgränzten Raum der Gränzfläche zweier Zellen stattfinden. Dann entsteht ein linsen- oder spaltenförmiger Raum inmitten der bis dahin beiden Zellen gemeinsamen Membran oder Membranlamelle. Dieser Fall ist nicht häufig; am verbreitetsten bei der Bildung der Spaltöffnungen der Gefässpflanzen. Bestimmte Zellen der Epidermis junger Organe theilen sich durch eine auf der Epidermisfläche senkrechte, mit dem grössern Durchmesser der Zelle zusammen fallende Wand. Diese Wand ist zunächst eine einfache, beiden Tochterzellen gemeinsame Lamelle. Sie spaltet sich in ihrem mittleren Theile in zwei Blätter, indem von der Aussen- und Innenfläche der Epidermis her eine immer tiefer eindringende Spalte sich bildet. Beide Spalten begegnen sich inmitten der Membran, und so entsteht ein spaltenförmiger, von den zuvor plan gewesenen Membranen beider Zellen begränzter intercellularer Gang[2]), sichtlich durch gesteigertes Flächenwachsthum der beiden Membranen der während dieses Vorgangs nach allen Dimensionen wachsenden Zellen; durch ein Wachsthum, welches von beiden Flächen der Epidermis aus nach deren Mitte vorschreitet. — Ist die Cuticula der Epidermis bei Beginn der Bildung des Spaltes schon angelegt, so wird sie einfach durchrissen, dann aber auf den Spaltöffnungszellen selbst neue gebildet[3]). Als ein weiteres Beispiel seien die Zellen genannt, welche die queren Diaphragmen der Lufthöhlen im inneren Gewebe des Schaftes von Scirpus lacustris bilden. Sie bilden zwischen ihren Seitenwänden intercellulare Räume von Form niederer Ellipsencylinder[4]). Weit häufiger erfolgt ein derartiges Auseinandertreten der gemeinsamen Lamelle von Nachbarzellenwänden innerhalb der Berührungskanten dreier oder mehrerer Zellen. Dies ist der gemeine Fall des Auftretens intercellularer Räume. Sind sie eng, so stellen sie innerhalb des sie enthaltenden Gewebes ein zusammenhängendes Netz zwischen den Commissuren von drei oder mehr Zellen verlaufender, im Querschnitt drei- oder mehrkantiger Kanäle dar (so z. B. in der inneren grünen Schicht der Rinde der meisten Dikotyledonen, der Rinde aller Wurzeln, mit

---

1) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 614, die Lamelle ist dort »der die Aussenflächen der beiderlei Zellen verbindende Kitt« genannt.
2) v. Mohl in Linnaea 12, p. 544, und verm. Schr., p. 252.
3) Beobachtet an Blättern von Galanthus nivalis.
4) Meyen, Syst. d. Pflanzenphysiol. 1, Tf. 2, f. 2, 4, 9, 10.

Die directe Messung ganzer Zellenmassen zeigt, dass bei diesen Krümn gen keine Kante des Präparats sich verkürzt; dass somit das Convexwerde einen Fläche lediglich auf Ausdehnung derselben beruht[1]). An zarten D schnitten von lebenden Zellhäuten ist die gleiche Messung nur selten ausfüh Saftige solche Präparate trocknen binnen wenigen Secunden aus; es ist nur möglich, unmittelbar nach Herstellung des Schnittes, vor Einbringung dess in Wasser, eine Messung vorzunehmen, wenn der zu untersuchende Pfla theil einen hohen Grad von Austrocknung ertragen kann, ohne seine Le fähigkeit einzubüssen. An geeigneten Objecten aber liefert die Beobachtung loge Ergebnisse. Sehr dünne Querdurchschnitte trockener Blätter von Polytri formosum z. B. zeigen in Wasser eine rasche und beträchtliche Vermehru Concavität und der Ausdehnung der oberen Fläche. Auch die Bezeichnung Punkte an dem mit dem Organismus noch zusammenhängenden Objecte ge nicht Bestimmungen der ursprünglichen Dimensionen mit genügender S vorzunehmen. Dagegen folgt derselbe Schluss, wie für ganze Gewebe so auch für isolirte Zellmembranen in überzeugender Weise daraus, d Stück der freien Aussenfläche von Epidermiszellen, welches in Wass stark nach aussen concav krümmte, bei Einbringung in Zuckersyrup diese mung zum Theil oder gänzlich wieder ausgleicht. Die Zuckerlösung ka die äusseren, gedehnten Schichten der Membran keinen Einfluss üben. I neren, expansiven Schichten aber entzieht sie einen Theil ihres Wasser So vermindert sie deren Volumen, und damit die Krümmung der Mem Auch zeigt die Messung unmittelbar, dass bei der Geradestreckung eines Membrandurchschnitts eine geringe Verkürzung aller Kanten, eine sta convexen, eine mindere der concaven stattfindet; dass nicht etwa die letzt dehnt. Ein Beispiel möge genügen. Ein dünner Durchschnitt der Auss der Epidermis eines Blattes von Coix Lacryma war in destillirtem Wasser z Bogen von 59° 18′ gekrümmt; seine Länge betrug 901,02 M.Mill. In con ter Zuckerlösung verminderte sich die Krümmung auf 33° 2′; die Länge d caven Kantebestimmte sich auf 898,88 M.Mill.

Die Expansion schwellender Membranen oder Membranschichten is abhängig von einem bestimmten Wassergehalt, ist bedingt durch Wasserauf. Die Wände der Schwellgewebe lagern relativ mehr Wasser ein, als die gedehnten Membranen. Reichliche Zufuhr von Wasser fördert die Exp Wasserentziehung (beim Welken) mindert sie, und vernichtet sie endlich. trocknung führt sie in das Gegentheil über. Die zuvor, bei reichlichem W gehalt, in stärkstem Ausdehnungsstreben begriffen gewesenen Gewebmass es, welche bei der Reifung von Früchten durch Austrocknen am beträchtli zusammenschrumpfen, durch ihre Raumverkleinerung eine Zerrung auf d vor von ihnen gewaltsam expandirten Zellmembranen üben und so das springen der Frucht herbeiführen; die Membranen der Schwellgewebe si welche bei Austrocknen saftiger Pflanzentheile am beträchtlichsten durch serverlust an Volumen einbüssen.

---

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859, p. 194, und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 2
2) Derselbe in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 181, und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 83.

über der Epidermis u. s. w. (vergl. § 32). Schlagendes Beispiel für die Entstehung intercellularer Räume durch gesteigertes Flächenwachsthum von Membranen geben die zwischen den planen Wänden nur zweier Zellen sich einschaltenden Spaltöffnungen. Eine Entstehung derselben durch Dehnung und Zerrung der sie begränzenden Zellen ist gar nicht denkbar, denn die Spaltöffnungszellen sind auf allen Entwickelungsstufen sichtlich von höherem Turgor, als ihre Nachbarinnen.

Ein Auseinandertreten der bis dahin innig vereinigten Zellmembranen von Geweben in Folge örtlich gesteigerten Flächenwachsthums der beiden je einer Zelle angehörigen Lamellen der Scheidewände zweier Zellen ist ferner der Vorgang, auf welchem das Abfallen noch frischer, saftiger Pflanzentheile von den sie tragenden Organen beruht. Da, wo die Trennungsfläche sich bilden soll, füllt sich eine Schicht von Zellen — eine oder mehrere Zellenlagen — mit assimilirten Stoffen, eyweissartigen Substanzen und Amylumkörnern. Innerhalb dieser Platte aus Zellgewebe hebt Zellvermehrung an; es entstehen Scheidewände, welche der künftigen Trennungsfläche annähernd parallel sind. Diese Wände spalten sich, wölben sich halbkugelig gegen einander; das weitere, in seiner Hauptrichtung zur entstehenden Trennungsfläche senkrechte Wachsthum der Zellen dieser Trennungsschicht sprengt die Epidermis, zerreisst die Gefässbündel, und so fällt der abzuwerfende Theil von seinem Support ab. So bei dem herbstlichen Abfall vieler Laubblätter, beim Abfall in saftigem Zustande von der Pflanze sich trennender Corollen u. s. w.[1]).

Mechanische Dehnung, die künstlich, etwa mit der Hand, geübt wird, vermag in der Regel nicht den Verband zu Geweben verbundener Zellmembranen ohne Zerreissung zu lösen. Anders in vielen Fällen der sehr allmälig in Wirksamkeit tretenden Zerrung und Dehnung, welche beim Eintrocknen zuvor saftreicher Organe diejenigen Aufhebungen der Continuität hervorruft, auf denen das Aufspringen von Früchten, Antheren u. dgl. beruht; anders die ebenfalls allmälig wirksam werdenden Druckkräfte, welche vermittelst des Anschwellens eingeschlossener Gewebemassen festere Hüllen sprengen. In solchen Fällen erfolgt die Lösung des Zusammenhanges vielfach nicht durch Zerreissung von Zellen, sondern durch Trennung der zweien Zellen gemeinsamen Scheidewände innerhalb der Commissuralflächen der constituirenden beiden Lamellen. So z. B. beim Aufspringen von Antheren, der Sporangien der Equiseten, der Kapseln der Jungermannieen, bei dem Abwerfen der Deckel von Bryaceen; — und um Beispiele für den zweiten Fall anzuführen, bei der Ablösung der Klappen der Früchte der Arten von Impatiens von den nach Innen geschlagenen Theilen der Karpelle, bei dem Auseinandertreiben der Hälften der Steinschale von Juglans regia während der Keimung, der Abtrennung der Kalyptra von der Vaginula bei Laubmoosen, der Sprengung der Kalyptra von Jungermannieen.

Alle Intercellularräume enthalten entweder vom ersten Momente der Entstehung an nur Gas (so die Spaltöffnungen, die Räume zwischen den Zellen des dünnwandigen Parenchyms des Stammes von Pteris aquilina), oder zu Anfang wässerige, farblose und durchsichtige Flüssigkeit, und weiterhin Luft (so z. B. im Marke der Stämme von Vitis vinifera). Es ist ein seltener Fall, dass Membranen, welche intercellularen Räumen angränzen, centrifugales Dicken-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1860, p. 9.

wachsthum der Membran zeigen. Und wo es vorkommt, da beschränkt sich dieses Wachsthum auf eng umgränzte Stellen der Membran; es führt nur zur Hervorbringung wenig umfangreicher Vorsprünge, Rippen oder Knötchen. So auf den Spaltöffnungszellen von Equiseten noch an der Aussenöffnung des Kanals; auf den Sternhaaren in den Luftlücken der Nymphaeaceen. Es ist kein Fall bekannt, in welchem Zellmembranen, welche einem Intercellularraume angränzen, an ihrer ganzen Aussenfläche an Masse zunähmen, so dass sie den vorhanden gewesenen Intercellularraum ganz oder zum Theil durch feste Substanz ausfüllten. Eine Intercellularsubstanz — von Flüssigkeiten oder Gasen abgesehen, welche intercellulare Räume ausfüllen — existirt im Pflanzenreiche nicht.

Es ist eine nicht seltene Erscheinung, dass dickwandige Gewebe bei Untersuchung in Wasser und in gemeinem Lichte eine Differenzirung der Zellenscheidewände in eine sehr dicke, zweien Zellmembranen scheinbar völlig gemeinsame Mittelschicht, und relativ dünne, zu den einzelnen Zellhöhlen concentrische innere Schichten zeigen. Bei Anwendung minder vollkommener Instrumente wird dies Bild noch täuschender durch das scharfe Hervortreten eines breiten, die Gränze der Zellhöhle begleitenden Interferenzsaumes innerhalb des Durchschnitts der Membran. So in den dickwandigen Zellen der äusseren Rinde sehr vieler Dikotyledonen, wie z. B. Cucurbita, Sambucus, Chenopodeen; — so ferner in der Epidermis alter Cacteenstämme, z. B. des Cereus peruvianus; in den Endospermzellen mancher Leguminosen, wie Ceratonia Siliqua; Sophora japonica; in dem Zellgewebe der Stämme von Fucaceen. Solche dicke gemeinsame Mittelschichten der zwei Zellenräume trennenden Wände waren es, an welche die einst weit verbreitete Ansicht von dem Vorhandensein einer Intercellularsubstanz am längsten sich festhielt. Wo immer derartige Vorkommnisse die Untersuchung der Entwickelungsgeschichte gestatteten, da zeigte sich ausnahmslos, dass auf keiner Entwickelungsstufe von Flüssigkeit oder Gasen erfüllte Hohlräume zwischen den Zellen gefunden werden; dass vielmehr die Wand zwischen den Zellhöhlen stets continuirlich, und bis zur Erlangung ziemlich beträchtlicher Dicke auch homogen erscheint. Ein zarter Durchschnitt durch das wachsende Ende eines Stammes von Fucus vesiculosus oder serratus, eine Reihenfolge von Querdurchschnitten junger Internodien von Cucurbita Pepo oder Spinacia oleracea zeigt dies zur Genüge; die Erscheinung ist eine ganz allgemeine. Ferner aber lässt sich auch in solchen scheinbar gemeinsamen und homogenen Mittelschichten sehr häufig durch Anwendung wenig tief eingreifender Reagentien eine sehr dünne, wirklich bei den betheiligten Zellen gemeinsame Mittellamelle zur Erscheinung bringen, welche den gemeinhin vorkommenden in Aussehen und Dünne völlig entspricht. So in dickwandigen Rindenparenchymzellen von Spinacia oleracea nach einer 24stündigen Maceration in verdünnter Salzsäure oder Schwefelsäure [1]; in den Wänden der Endospermzellen von Sophora japonica schon nach längerem Liegen in Wasser [2].

Die Ansicht von der Betheiligung einer festen Inter- und Extracellularsubstanz am Aufbaue der Gewächse wurde aufgestellt durch v. Mohl [3]. Er legte der Intercellularsubstanz damals die tiefgreifendste Bedeutung für das Leben der Pflanze bei, insofern er sie als die primär vorhandene Masse betrachtete, innerhalb deren die Zellen als Höhlungen sich bildeten.

Diese Auffassung fand mehrseitige Zustimmung; namentlich die gewichtige Unger's [4]. Sie wurde aber durch v. Mohl selbst in einer Reihe späterer Untersuchungen widerlegt, welche

---

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1844, p. 321.

2) Derselbe in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 4, p. 396.

3) Derselbe, Erläut. u. Vertheid. meiner Ansicht von der Structur der Pflanzensubstanz. Tübingen 1836.

4) Unger, Grundz. d. Anatomie, Wien 1846, p. 45.

feststellten, dass die als Intercellularsubstanz betrachteten Theile der Zellwände Produkte der Thätigkeit der Zellen selbst seien. Dieselben Untersuchungen schränkten die Fälle des Vorkommens vermeintlicher Intercellularsubstanz in immer engere Gränzen ein. — Die klare Darlegung, dass die angebliche Intercellularsubstanz, ebenso wie die als eine ausserhalb der Zellen ausgeschiedene Masse (Extracellularsubstanz) vielfach ihr verglichene Cuticula, nur als Theile der Zellmembranen zu betrachten seien, wurde von Wigand gegeben[1].

§ 32.

Spannung der Zellmembranen.

In den Zellmembranen lebender Pflanzen besteht, von dem Hervortritt aus dem Zustande der Vegetationspunkte an (S. 128), sehr allgemein ein Unterschied in dem Vermögen der Wasseraufnahme aus dem Zelleninhalte oder der Umgebung der Zelle zwischen den inneren und äusseren Schichten; in weitaus den meisten Fällen zu Ungunsten der letzteren. Die inneren Schichten streben, in Folge der stärkeren Wasseraufnahme, in tangentaler und radialer Richtung sich stärker auszudehnen als die äusseren. Dadurch wird der flüssige Zelleninhalt, auch abgesehen von der endosmotischen Spannung desselben, unter Druck, die Zellmembran in Spannung versetzt. Der Sitz dieser Spannung ist wesentlich in der Membran selbst. Wird der Zusammenhang der Membran aufgehoben, so äussert sich frei das Expansionsstreben der inneren Schichten; sie dehnen sich aus; und da sie mit den gedehnten, aber nur bis zu einem bestimmten Grade dehnbaren äusseren Schichten in unlösbarem Zusammenhange stehen, so krümmt sich das abgetrennte Membranstück an der Aussenfläche concav, an der Innenfläche convex. Dieses Verhältniss bedingt einen, von der endosmotischen Spannung des flüssigen Zelleninhalts unabhängigen T u r g o r der Zellmembran; eine Spannung derselben, die von entscheidendstem Einflusse auf die wichtigsten Lebensverrichtungen der Pflanze ist. Die Zellmembran bleibt straff und steif, auch wenn der Druck des Zelleninhalts nicht mehr auf sie wirkt. Aus der plastischen, äusseren Einflüssen passiv folgenden Beschaffenheit, welche sie im Vegetationspunkte besass, ist sie zu einem Zustande der Activität, der eigenen Kraftäusserung entwickelt.

Diese Spannung ist besonders hoch in den Zellmembranen der Aussenfläche von Gewächsen. Stellt man Querdurchschnitte der Stammzelle einer lebenden Nitella her, ohne die Zellmembran zu knicken und zu quetschen (am besten, indem man in geringen Entfernungen die Zelle mit einer scharfen Scheere rasch quer durchschneidet), und führt man durch eine Seitenkante der ringförmigen Zellhautstücke einen Schnitt, so öffnet sich der Ring klaffend, in Folge tangentaler Ausdehnung der inneren Schichten der Membran. Ganz ebenso verhalten sich quere Durchschnitte des einzelligen Stammes von Acetabularia mediterranea, wenn sie in Wasser gebracht werden. Noch deutlicher tritt diese Spannung der Zellmembranen in der Epidermis complicirter gebauter Pflanzen hervor. Führt man durch eine, aus langgestreckten Zellen bestehende Epidermis eines senkrecht zum grössten Durchmesser der Zellen zarte Durchschnitte, so erhält man leicht Präparate, welche auf erhebliche Strecken hin dünner sind, als die mittlere Länge

1) Wigand, Intercellularsubstanz und Cuticula, Braunschw. 1850.

während der isolirte Cylinder des saftigen Markes unter gleichen Umständen um 3—6% sich verlängert[1]. Es bedarf einer gewissen Kraft, um einen so verkürzten Holzstreifen zu der Länge zu dehnen, welche er im unverletzten Pflanzentheil besass. Hängt man ihn am einen Ende auf, befestigt man am anderen eine Waagschale, so kann durch die aufgelegten Gewichte bestimmt werden, welche Last nöthig ist, um ihn zu jener ursprünglichen Länge zu dehnen. Ist dann der Querschnitt des Streifens bekannt, so lässt sich berechnen, welcher Druck auf ihn in der lebenden Pflanze wirkte[2]. Dieser Druck ist ein sehr hoher.

Einige Beispiele: An einem jungen Sprosse von Vitis vinifera wurde ein 67 M.M. langes Stück mittelst Durchstechens geschwärzter Nadeln bezeichnet, und ein möglichst gleichbreiter Längsstreifen des Holzes dieses Stückes isolirt. Der Streifen, gleichmässig 2,2 M.M. breit und 1,3 M.M. dick, hatte sich zwischen den beiden geschwärzten Punkten auf 65,8 M.M. verkürzt. Es bedurfte der Belastung der seinem unteren Ende angehängten, 2,34 Gr. schweren Waagschale mit 70 Gr., um jenes während des Versuchs fortwährend feucht gehaltene Stück wieder auf die frühere Länge zu dehnen. Giebt für den Querschnitt von 2,86 Quadr. M.M. eine Belastung von 72,34 Gr.; für 1 Quadr.M.M. 24,475 Gr., = 2,375 Atmosphären.

Die Spannung steigt in jedem Organe, jemehr dasselbe der Beendigung seines Wachsthums sich nähert. Die Streckung der in den Vegetationspunkten angelegten Zellenmassen wird vermittelt durch die Dehnung nach bestimmten Richtungen der expansivsten Gewebe. Beim Beginn der Streckung ist die Differenz des Ausdehnungsstrebens der in der Expansion zurückbleibenden Gewebe von derjenigen der expansivsten Gewebe unbeträchtlich, mit anderen Worten: die Dehnbarkeit der Widerstand leistenden Gewebe ist gross. Sie nimmt im Verlaufe der Streckung ab. Endlich erreicht die Widerstandsfähigkeit einen Grad, welcher dem Ausdehnungsstreben der Schwellgewebe auf die Dauer das Gleichgewicht hält. Damit ist das Wachsthum des Organs beendet. In anschaulicher Weise zeigt sich dies bei dem Vergleiche jüngerer und älterer Stängelglieder eines und desselben Sprosses. Als Beispiel möge gegenüberstehende Tabelle dienen. Sie giebt Messungen, die an Internodien verschiedener Entwickelung von Individuen des Ricinus communis angestellt sind, die neben einander vegetirten. Sämmtliche Messungen sind an zwei auf einander folgenden warmen Regentagen angestellt, während deren die Pflanzen von Saft strotzten. Die erste Zahlencolonne giebt die Länge des am unverletzten Internodium mittelst zweier Nadeleinstiche bezeichneten Stückes. Die zweite enthält die Distanz der eingestochenen Punkte auf einem, aus dem betreffenden Internodium herauspräparirten Längsstreifen des Holzcylinders. Die dritte giebt den Querschnitt dieses Streifens an, berechnet aus der Breite und der mikrometrisch gemessenen Dicke desselben. Die vierte Zahlenreihe zeigt die Belastung an, deren es bedurfte, um den Holzstreif zwischen den eingestochenen Punkten bis zur ursprünglichen Distanz derselben zu strecken. In der fünften ist der, in der lebenden Pflanze auf den Quadratmillimeter des Querschnittes des Holzringes wirkende Druck verzeichnet.

Eine dritte Methode der Messung des maximalen Druckes, unter welchem pflanzliche Membranen durch Wasseraufnahme ihr Volumen noch zu vermehren vermögen, ist die folgende. Es ist bekannt, dass aufquellende keimende Samen auf die Wände sie einschliessender Gefässe einen gewaltigen Druck üben. Ein

1) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 2, p. 255. 2) Derselbe in Flora 1862, p. 150.

In weitaus den meisten Fällen nimmt das Expansionsstreben der Schichten der mit Wasser getränkten Membran von aussen nach innen beträchtlich zu. Doch ist diese Regel nicht ohne Ausnahme. Die dicke Wand der einzigen Stammzelle der Meeresalge Dasycladus clavaeformis z. B. krümmt sich, bei Behandlung trockner Durchschnitte mit reinem Wasser, an der Aussenfläche stark convex; und es tritt dies sowohl an transversalen, als, und mit noch grösserer Energie, an longitudinalen Durchschnitten ein. Ebenso die Epidermis der Blätter der Agave americana.

Solche von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts in hohem Grade unabhängige Differenzen des Turgor der Zellmembranen bestehen in den ausgebildeten Organen aller zusammengesetzten, vielzelligen Pflanzen auch zwischen verschiedenen Gewebspartieen. Für jede einzelne Zelle ergiebt sich ein bestimmter Grad des Ausdehnungsstrebens aus dem Verhältnisse der Wassercapacität, und bei reichlicher Wasserzufuhr somit des Ausdehnungsstrebens der expansivsten Schichten der Membran zu der Dehnbarkeit der mindest expansiven. Wo nun Zellenmassen, welche in hohem Grade expansiv sind, in unlösbarer Verbindung mit minder expansiven stehen, da wirken die letzteren auf die ersteren in Bezug auf die Dimensionen des Organs oder des ganzen Pflanzenkörpers überhaupt in ähnlicher Weise, wie die äusseren Schichten der Aussenwände von Epidermiszellen auf die inneren. Der Grad der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebsmassen setzt der Expansion der sich ausdehnenden nach den verschiedenen Richtungen hin Gränzen. — Die Zellmembranen, welche während des Ueberganges aus dem Knospenzustande in den ausgewachsenen zuerst das Expansionsstreben zurücktreten lassen und, passiv gedehnt, dem Ausdehnungsstreben der übrigen Widerstand leisten, gehören einestheils denjenigen Zellen an, deren Membranen das beträchtlichste Flächenwachsthum zeigen, während der Protoplasmagehalt der Zellen relativ gering ist, Zellvermehrung in ihnen minder oft stattfand als in den benachbarten. Es sind dies die Zellen der Epidermis und der langgestreckten Zellen des Prosenchyms. Anderentheils den Zellen, deren Lebensthätigkeit zeitig erlischt, z. B. die inneren Zellen des Markes frühe hohl werdender dikotyledoner Stängel, die Zellen der Aussenfläche von Kork und Periderm. Zwischen den S c h w e l l g e w e b e n und den passiv gedehnten Gewebmassen ist häufig ein Uebergang dadurch vermittelt, dass das Ausdehnungsstreben der Membranen der einzelnen Zellen der Schwellgewebe nach den Gränzen derselben gegen die passiv gedehnten Gewebe schrittweise abnimmt; und dass in den passiv gedehnten Geweben die den Schwellgeweben näheren Zellhäute eine grössere Dehnbarkeit besitzen, als die ferneren. So sind z. B. die nach Innen gewendeten Membranen der Epidermis eines saftreichen Pflanzentheils durch die Expansion des unter ihnen liegenden Gewebes passiv ausgedehnt, aber nicht in dem Maasse gespannt wie die freien Aussenwände der Epidermis; denn mit dieser verglichen besitzen sie ein eigenes Expansionsstreben. Die abgeschälte grüne Rinde eines jungen Sprosses einer dikotyledonen Pflanze krümmt sich nach aussen concav. Zieht man ihr die Epidermis ab, so verringert sich die Krümmung des grünen Parenchyms, während dasselbe sich verlängert; die abgezogene Epidermis aber wird an der Innenfläche stärker convex, als der ganze Rindenstreifen vorher es war.

Richtungen und Dimensionen der Organe sind mit bedingt durch die Anordnung und Vertheilung der expansiven und der gedehnten Gewebe. Und diese Richtungen und Dimensionen werden geändert, wenn durch Trennung des Zu-

sammenhanges den Schwellgeweben die Möglichkeit gegeben wird, ihre Expansion einseitig frei zu äussern. Ein abgeschälter Streif von Rinde oder Epidermis krümmt sich nach Aussen concav. Ein Streifen saftreichen Parenchyms, welchem einseitig ein Gefäss- oder Holzbündel anhaftet, krümmt sich an der freien Seite convex, indem hier das Schwellgewebe sich frei expandirt. Ein Streif aus der Innenfläche des Markgewebes eines im Hohlwerden begriffenen dikotyledonen Stängels wird an der Innenfläche concav; hier widerstehen die Membranen der vertrocknenden Zellen der Ausdehnung der saftreichen, mehr peripherisch gelegenen. Isolirte Gewebmassen, welche demselben anatomischen System angehören, ändern ihre Richtungen nach Maassgabe der Zu- oder Abnahme des Expansionsstrebens innerhalb der Membranen ihrer einzelnen Zellen, welches nach den Gränzen der benachbarten antagonistischen Systeme hin stattfindet. Ein isolirter Cylinder des saftreichen Markes eines jungen dikotyledonen Sprosses krümmt seine Längshälften nach Aussen concav, wenn er der Länge nach gespalten wird; ebenso ein Streifen rein parenchymatoser Rinde bei Führung eines tangentalen Längsschnitts durch denselben. An isolirten Massen von Geweben, welche passiv gedehnt waren, treten etwas complicirtere Erscheinungen zu Tage, insofern hier die sogenannte elastische Nachwirkung der zuvor in der Pflanze oder bei der Präparation erlittenen Dehnung mitwirkt. Ein Längsstreif aus einem dünnen Holzringe, aus einem einen Monat alten Spross von Ricinus communis z. B., krümmt sich nach der vollständigen Isolirung durch Abreissen des Cambium und Abschaben des Markes an der Aussenfläche concav. Die Krümmung ist aber wesentlich bedingt durch die beim Abkratzen des Markparenchyms bewirkte gewaltsame Dehnung der Innenfläche. Ein Abschaben der Reste des cambialen Gewebes der Aussenfläche genügt, um die Krümmung in die entgegengesetzte überzuführen. — Complicirter gebaute Organe, an deren Zusammensetzung gedehnte und Schwellgewebe mehrerlei Art in verschiedenartiger Gruppirung betheiligt sind, zeigen in den Richtungsänderungen, welche beim Zerschneiden eintreten, die Resultirenden der mannichfaltigen in ihnen wirkenden Spannungen. Saftreiche oberirdische Sprossen krümmen sich bei Längsspaltung an den Aussenflächen ihrer Längshälften concav. Junge Laubtriebe von Vitis, Sambucus z. B. krümmen die Schnittflächen convex, wenn sie längsgespalten werden. In ihnen besteht die höchste Spannung zwischen dem Expansionsstreben des axilen Gewebes, des saftreichen Markes und dem dieser Längsdehnung widerstehenden Holzringe. Jedes anatomische System zeigt auch für sich die gleiche, nach Innen convexe Krümmungsrichtung. Aber ein Längsstreifen des Holzes, dem die von der Epidermis befreite Rinde anhaftet, krümmt seine Innenfläche concav. In manchen hohlen Stängeln, denen von Cirsium tuberosum und oleraceum z. B., ist im grünen Rindenparenchym das Maximum des Expansionsstrebens, in der Epidermis das Maximum des Widerstands vorhanden. Ein Längsstreif des hohlen Marks krümmt sich nach aussen convex. Ein von der Rinde entblösster Streif von Holz und Mark krümmt sich sehr schwach nach aussen concav. Aber ein Längsstreif des ganzen hohlen Stängels krümmt sich doch nach aussen stark concav. — Theile von Wurzeln dagegen, welche ihr Längenwachsthum vollendet haben, krümmen sich bei Längsspaltung an der Schnittfläche concav. In ihnen besteht die höchste Spannung zwischen dem axilen Gewebscylinder und dem zunächst ihn umgebenden Mantel aus saftreichem Parenchym.

Wie die Spannung zwischen Gewebsmassen vorzugsweise zwischen denen hervortritt, deren Zellen von früh an ein überwiegendes Flächenwachsthum der Membran zeigten, und denen, deren Zellvermehrung lange fortdauerte, so ist auch die Spannung in der Richtung des bedeutendsten vorausgegangenen Flächenwachsthums der passiv gedehnten Membranschichten oder Membranen beträchtlich grösser, als in den übrigen. An allen Organen, die ein vorwiegendes Wachsthum in einer gegebenen Richtung zurückgelegt haben, äussert sich das Ueberwiegen der Spannung in dieser Richtung durch die weit stärkere Krümmung, welche parallel dieser Richtung heraus geschnittene Massen von gedehnten und Schwellgeweben annehmen, verglichen mit der geringen Krümmung analoger Gewebspartieen, welche durch zu jener Richtung senkrechte Schnitte isolirt wurden. So namentlich an stark in die Länge gewachsenen Internodien oder Blättern von Gefässpflanzen.

Die hohlkegelförmigen Blätter des Allium altaïcum Schrank. haben einen kreisringförmigen Querschnitt. Wird ein solcher Querschnitt in Wasser gelegt, und an einer Stelle durch einen Längsschnitt gespalten, so öffnet sich der Ring, indem das expansive Gewebe unterhalb der Epidermis sich dehnt, und diese gerade zu strecken strebt. Die Oeffnung ist aber nicht sehr beträchtlich; sie beträgt z. B. bei einem Durchmesser des Blattes von 12 M.M. nur 6 M.M. Dies entspricht einer Abnahme der Krümmung von 360° um 49° 31′, oder einer (entgegengesetzten) Krümmung von beiläufig 1° 15′ pr. M.M. Ein 95 M.M. langer Längsstreif aus demselben Blatte krümmt sich dagegen unter gleichen Verhältnissen annähernd zu einem Kreise von beiläufig 30 M.M. Durchmesser; macht eine Krümmung pr. M.M. von über 3° 47′. Das Verhältniss ist hier also = 1:3. Noch auffälliger ist die Differenz an jungen Internodien von Ricinus communis. Ein Querschnitt durch ein genau cylindrisches solches Internodium, an welchem die inneren vertrockneten Schichten des Markes entfernt waren, öffnete sich (bei 37,4 M.M. Durchmesser) in Wasser um 13 M.M. Dies ergiebt eine Verminderung der Krümmung von 38° 20′, oder von beiläufig 2′ 18″ für 1 M.M. Ein 97,2 M.M. langer Längsstreifen desselben Internodium krümmte sich in der nämlichen Zeit im Wasser annähernd zum Kreise (zu einem vollen Umlaufe einer Spirale geringer Steigung); — was pr. M.M. etwas über 3° 43′ ergiebt; ein Verhältniss = 1:9,7. — Diese Erscheinungen sind zum grossen Theile darin begründet, dass bestimmte passiv gedehnte Gewebe in transversaler Richtung dehnbarer sind als andere, an der Zusammensetzung desselben Pflanzentheiles betheiligte passiv gedehnte Gewebe, welche eine grössere Dehnbarkeit in longitudinaler Richtung besitzen. Ein Längsstreif des hohlen Stängels von Ricinus krümmt sich auch dann nach aussen concav, wenn die innersten vertrockneten Zellschichten des Markes nicht von ihm entfernt werden, nur ist die Krümmung geringer als diejenige, welche nach dieser Entfernung eintritt. Ebenso krümmt sich auch die getrennte Rinde, an deren Innenfläche der Bast haftet, in longitudinaler Richtung nach aussen concav. Ein Querdurchschnitt des Stängels dagegen, von dem man die Rinde bis aufs Cambium entfernt, krümmt sich nach aussen convex. Wird die ringförmige Scheibe durch einen auf die obere und untere Fläche senkrechten Schnitt gespalten, so schieben sich die Ränder des Schnitts über einander. Ebenso wird die abgetrennte Rinde, in Wasser gelegt, in transversaler Richtung nach Innen concav. Es ist klar, dass in letzterem Falle die Bastschicht, im ersteren die innere Schicht des Markes in transversaler Richtung minder dehnbar ist, als dort die Epidermis, hier der Holzring; — während in longitudinaler Richtung das umgekehrte Verhältniss obwaltet. — Bei den hohlblättrigen Laucharten ist dagegen die Dehnbarkeit des die Blatthöhle auskleidenden trocknenden Gewebes beträchtlich. Ein von der Epidermis entblösster Querschnitt krümmt sich nur mässig nach Innen. Hier tritt der Unterschied der Dehnbarkeit der Epidermis in der queren und der Längsrichtung zu Gunsten der ersteren reiner, wenn auch nicht so schroff hervor.

Die directe Messung ganzer Zellenmassen zeigt, dass bei diesen Krümmungen keine Kante des Präparats sich verkürzt; dass somit das Convexwerden der einen Fläche lediglich auf Ausdehnung derselben beruht[1]. An zarten Durchschnitten von lebenden Zellhäuten ist die gleiche Messung nur selten ausführbar. Saftige solche Präparate trocknen binnen wenigen Secunden aus; es ist nur dann möglich, unmittelbar nach Herstellung des Schnittes, vor Einbringung desselben in Wasser, eine Messung vorzunehmen, wenn der zu untersuchende Pflanzentheil einen hohen Grad von Austrocknung ertragen kann, ohne seine Lebensfähigkeit einzubüssen. An geeigneten Objecten aber liefert die Beobachtung analoge Ergebnisse. Sehr dünne Querdurchschnitte trockener Blätter von Polytrichum formosum z. B. zeigen in Wasser eine rasche und beträchtliche Vermehrung der Concavität und der Ausdehnung der oberen Fläche. Auch die Bezeichnung fester Punkte an dem mit dem Organismus noch zusammenhängenden Objecte gestattet nicht Bestimmungen der ursprünglichen Dimensionen mit genügender Schärfe vorzunehmen. Dagegen folgt derselbe Schluss, wie für ganze Gewebmassen so auch für isolirte Zellmembranen in überzeugender Weise daraus, dass ein Stück der freien Aussenfläche von Epidermiszellen, welches in Wasser sich stark nach aussen concav krümmte, bei Einbringung in Zuckersyrup diese Krümmung zum Theil oder gänzlich wieder ausgleicht. Die Zuckerlösung kann auf die äusseren, gedehnten Schichten der Membran keinen Einfluss üben. Den inneren, expansiven Schichten aber entzieht sie einen Theil ihres Wassergehalts. So vermindert sie deren Volumen, und damit die Krümmung der Membran[2]. Auch zeigt die Messung unmittelbar, dass bei der Geradestreckung eines solchen Membrandurchschnitts eine geringe Verkürzung aller Kanten, eine starke der convexen, eine mindere der concaven stattfindet; dass nicht etwa die letztere sich dehnt. Ein Beispiel möge genügen. Ein dünner Durchschnitt der Aussenfläche der Epidermis eines Blattes von Coix Lacryma war in destillirtem Wasser zu einem Bogen von 59° 18′ gekrümmt; seine Länge betrug 901,02 M.Mill. In concentrirter Zuckerlösung verminderte sich die Krümmung auf 33° 2′; die Länge der concaven Kante bestimmte sich auf 898,88 M.Mill.

Die Expansion schwellender Membranen oder Membranschichten ist somit abhängig von einem bestimmten Wassergehalt, ist bedingt durch Wasseraufnahme. Die Wände der Schwellgewebe lagern relativ mehr Wasser ein, als die passiv gedehnten Membranen. Reichliche Zufuhr von Wasser fördert die Expansion; Wasserentziehung (beim Welken) mindert sie, und vernichtet sie endlich; Austrocknung führt sie in das Gegentheil über. Die zuvor, bei reichlichem Wassergehalt, in stärkstem Ausdehnungsstreben begriffen gewesenen Gewebmassen sind es, welche bei der Reifung von Früchten durch Austrocknen am beträchtlichsten zusammenschrumpfen, durch ihre Raumverkleinerung eine Zerrung auf die zuvor von ihnen gewaltsam expandirten Zellmembranen üben und so das Aufspringen der Frucht herbeiführen: die Membranen der Schwellgewebe sind es, welche bei Austrocknen saftiger Pflanzentheile am beträchtlichsten durch Wasserverlust an Volumen einbüssen.

---

1 Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859. p. 194. und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 255.
2 Derselbe in Ber. Sächs. G. d. W. 1860. p. 151. und in Pringsh. Jahrb. 3, p. 83.

§ 33.

Messung der Spannung lebender Zellmembranen.

Die Spannung, unter welcher die expansiven inneren Schichten von Zellhäuten in Folge des Widerstands der elastischen äusseren Schicht, oder diejenige, unter welcher von Widerstand leistenden Gewebschichten umhüllte expansive Gewebmassen stehen, konnte bis jetzt nicht von der endosmotischen Spannung des Zelleninhalts gesondert gemessen werden. Gewiss ist indess, dass auf das Ausdehnungsstreben der Zellhäute der weitaus grössere Theil des Druckes gesetzt werden muss, der messbar sowohl auf die in der lebenden Pflanze enthaltene Flüssigkeit, als auf passiv gedehnte feste Theile derselben wirkt. Denn die Inhaltsflüssigkeit in höchster Spannung befindlicher vegetirender Zellen ist im Allgemeinen von geringer Concentration. Der protoplasmatische Wandbeleg solcher Zellen wird von wasserentziehenden Lösungen zur Zusammenziehung gebracht, welche den Membranen der nämlichen Zellen keine Imbibitionsflüssigkeit zu entziehen vermögen, unter deren Einfluss Turgor, Form und Umfang der Zellhäute ungeändert bleiben (S. 268).

Diese aus zwei ungleich betheiligten Factoren sich ergebende Spannung steigt in der lebendigen Pflanze unter begünstigenden Umständen zu sehr bedeutender Höhe. Ihre Messung ist auf verschiedenen Wegen ausführbar. Zunächst durch Messung des Druckes, unter welchem die Flüssigkeit im Innern der Pflanze steht. Bei kräftig vegetirenden Landpflanzen, deren oberirdische Organe in die Luft ragen, wirkt unter gewöhnlichen Verhältnissen die rasche Verdunstung einer beträchtlichen Menge dieser Flüssigkeit dem Hervortreten eines auf sie wirkenden Druckes entgegen. Die Verdunstung entzieht der Pflanze einen grossen Theil ihres Wassergehalts; bei mittlerer und höherer Temperatur, bei trockener und bewegter Luft weit schneller, als der Verlust durch Zufuhr neuen, von den Wurzeln aus dem Boden aufgenommenen Wassers ersetzt werden kann. So kommt es, dass die inneren Hohlräume von Landpflanzen in der Regel in einem Zustande der negativen Spannung, des Saugens sich befinden und grossentheils mit Gas erfüllt sind, welches unter geringerem Druck steht, als dem einer Atmosphäre. Ein aus einer Sförmig gekrümmten, Quecksilber enthaltenden, beiderseits offenen Glasröhre bestehender Manometer, welcher einem Zweige eines beblätterten Holzgewächses luftdicht, etwa mittelst Kautschukrohrs und fester Ligaturen aufgesetzt wird, zeigt gemeinhin zu allen Tageszeiten einen niedrigeren Stand des Quecksilbers im äusseren Schenkel, eine Herabdrückung desjenigen Quecksilberspiegels, auf welchen der Druck der Atmosphäre wirkt, somit einen luftverdünnten Zustand im Inneren des Gewächses.

Ganz anders, wenn die Verdunstung gemindert oder völlig ausgeschlossen wird. Viele Holzpflanzen mit hinfälligen Blättern enthalten bei Beginn der Vegetation nach der Winterruhe in allen Zellen reichlich Flüssigkeit, wenn auch in den Holz- und Gefässzellen noch Luftblasen eingeschlossen sind. So bei der Rebe, Weissbuche, Wallnuss u. v. A. Wird das Gewächs bei warmer Luft bis in den Holzkörper verletzt, so tritt Saft aus der Wunde in Menge hervor. Er ist eine wässerige Lösung von äusserst geringer Concentration, deren specifisches

Gewicht 1,001 nicht zu übersteigen pflegt. Diese Flüssigkeit erreicht, wie der Stand des Quecksilbers in aufgesetzten Manometern zeigt, häufig einen Druck von mehr als einer Atmosphäre[1]. Dieser Vorgang ist gemeiniglich ein sehr verwickelter. Der auf die Flüssigkeit wirkende Druck wird geändert, je nachdem der Einfluss der steigenden oder sinkenden Temperatur die Spannung der in einer Unzahl von Blasen im Gewebe und innerhalb der Flüssigkeit eingeschlossenen Luft vermehrt oder vermindert. Rasche und bedeutende Abnahme der Temperatur hebt die Spannung des Safts völlig auf. Die Verdunstung wirkt in geringem Grade unter allen Umständen herabdrückend auf die Spannung der Flüssigkeit in der Pflanze, und diese Einwirkung wächst rasch vom ersten Beginn der Oeffnung der Knospen an. Weit reiner und einfacher ist das Ergebniss des Versuches, wenn auf den Stumpf des Stammes irgend einer dicht über dem Boden durchschnittenen Gefässpflanze, oder auf die Schnittfläche einer quer durchschnittenen Wurzel der Manometer gesetzt wird. Unter solchen Umständen tritt ganz allgemein ein Steigen des Quecksilbers im äusseren Schenkel des Manometers ein, sobald als durch Aufnahme von Wasser aus dem feuchten Boden die Erschöpfung an Flüssigkeit ersetzt ist, welche die Verdunstung der oberirdischen Theile auf das Gewebe der Wurzel zuvor etwa geübt hat. Die Quecksilbersäule erreicht eine überaus bedeutende Höhe, auch bei gleichbleibender oder bei sinkender Temperatur, dafern nicht während des Experimentes der Tod der Wurzel eintritt[2]. — Da dieser Tod nach der Abtrennung der Wurzel von den beblätterten Theilen häufig rasch erfolgt, so ist es zweckmässig, gleich vom Beginn des Versuches an den Stand des Quecksilbers im äusseren Schenkel des Manometers durch Aufgiessen zu erhöhen. Die volle Höhe der in der Pflanze bestehenden Spannung tritt erst dann in die Erscheinung, wenn die aus der Schnittfläche hervorquellende, in den Manometer eintretende Flüssigkeit eine Quecksilbersäule von entsprechender Höhe verdrängt hat. — Die Spannung erreicht eine Höhe, welche bei der sehr geringen Concentration des austretenden Saftes als eine auf endosmotischem Wege allein zu Stande gekommene gar nicht gedacht werden kann. Künstlich, in endosmotischen Apparaten, können ähnliche Effecte bei Anwendung endosmotisch wirksamer Lösungen nur dadurch hervorgerufen werden, dass diesen Lösungen ein quellungsfähiger Körper zugesetzt wird. Dieser entzieht dann der endosmotischen Lösung einen Theil ihres Wassers, sein Volumen dadurch vermehrend. Die Concentration der endosmotisch wirksamen Lösung wird somit um etwas gesteigert; die Endosmose beschleunigt. Beide Vorgänge wiederholen sich stetig; und dabei setzt die Volumenzunahme der quellenden Substanz der Flüssigkeit im Innern des Endosmometers rasch unter einen Druck, welcher bei Anwendung der diluirten endosmotisch wirksamen Flüssigkeit allein erst nach sehr langer Frist oder gar nicht erreicht worden sein würde. — Ich füllte eine kurze, weite, cylindrische Glasröhre mit einer sehr diluirten Lösung von arabischem Gummi und mit trockenen Stücken von Traganthgummi. Die eine Oeffnung der Röhre wurde mit Reispapier vierfach, die andere einfach verbunden, jene wurde in Wasser getaucht, diese einem Manometer angepasst. Der Traganthgummi schwoll auf; der Apparat schied in den Raum des Manometers

1) Hales, veget. Staticks, London 1737, p. 108 ff.
2) Hofmeister in Flora 1858, p. 1, 1862, p. 97.

hinein Flüssigkeit aus, dadurch eine Quecksilbersäule bis auf 220 Mill. Höhe hebend. Die ausgeschiedene Flüssigkeit enthielt nur 0,1 bis 0,2% ihres Gewichts in fester Substanz[1]. — In den Wurzeln der meisten zu den betreffenden Experimenten verwendeten Gewächse kommt kein anderer mit Wasser quellungsfähiger Körper in Masse vor, als die Substanz der Zellhäute. Der beobachtete Druck der Inhaltsflüssigkeiten der Wurzelgewebe ist demnach aufzufassen als wesentlich hervorgebracht durch die Pressung, welche die, in Folge der Imbibition des dem Boden entzogenen Wassers in Expansionsstreben begriffenen Zellwände auf die in den Zellräumen eingeschlossenen Flüssigkeiten üben.

Einige Beispiele[2]. Im äusseren Schenkel eines aufgesetzten Manometers stieg das Quecksilber:

auf einer 8 Mill. Durchmesser haltenden, dicht unter dem Boden durchschnittenen Rebenwurzel in 19 Stunden	658 Mill.
auf einer solchen von 8 Mill. Durchmesser in 18½ Stunden	748 -
auf einer solchen von 13 Mill. Durchmesser in 19 Stunden	237 -
auf derselben, in weiteren 63 Stunden	768 -
auf dem 4 Mill. Durchmesser haltenden Stammstumpf einer 354 Mill. hoch gewesenen Pflanze von Urtica urens nach 23 Stunden	26 -
nach weiteren 96 Stunden auf	181 -
- - 24 - -	265 -
- - 24 - -	311 -

Es ist hervorzuheben, dass der Stand des Quecksilbers im Manometer nicht das Maximum der vorhandenen Spannung der Zellhäute angeben kann. Denn der Vorgang ist ein sehr complicirter. In verschiedenen Gewebsmassen, in verschiedenen Zellen ist das Ausdehnungsstreben der Häute ein sehr verschiedenes, wie aus der mikroskopischen Vergleichung des Maasses der Krümmung dünner Zellhautdurchschnitte in Wasser sofort sich ergiebt. Die Spannung wirkt pressend auf den flüssigen Inhalt von Zellen, und dieser filtrirt in Hohlräume (Gefässund Holzzellen) deren Wandungen bei dem Vorgange sich passiv verhalten. Bei dieser Filtration wird ein Theil der Spannung durch Reibung in andere Kraft umgesetzt. Der Druck, unter dem die Flüssigkeit steht, welche in den Systemen communicirender Höhlungen von Gefässen und von Holzzellen sich befindet, die an der Schnittfläche geöffnet sind — dieser Druck allein wird durch die Höhe der Quecksilbersäule ausgedrückt. Er aber ist die Resultante sehr verschiedener Factoren, und es ist einleuchtend, dass die höchste, in bestimmten Zellhäuten vorhandene Spannung nicht durch den Manometer angegeben werden kann. Dies geht auch daraus hervor, dass eine zweite Methode der Messung der in vegetirenden Geweben vorhandenen Spannung höhere Zahlen liefert, als jene. Die Beziehung des Saftdruckes zur Expansion der Zellwände ist wesentlich deshalb hier von mir erörtert worden, weil aus ihrer Messung ein periodisches Schwanken dieser Expansion auch in solchen Geweben erschlossen werden kann, welche keine Aenderungen von Form und Richtung dabei hervortreten lassen.

Wo immer in der Pflanze expansive Gewebemassen, in fester Verbindung mit Widerstand leistenden Gewebsparthieen stehend, diese letzteren dehnen; — da werden die gedehnten Gewebe, vermöge ihrer Elasticität, auf einen kleineren Raum sich zusammenziehen, wenn sie isolirt werden, wenn der Zusammenhang zwischen ihnen und den in Ausdehnungsstreben begriffenen Geweben gelöst wird. Ein abgetrennter Rindenstreif eines jungen Rebsprosses verkürzt sich um 1—2%, ein Holzstreif um 2—5% der Länge, die er im unverletzten Sprosse hatte,

1) Hofmeister in Flora, 1858, p. 12.

2) Derselbe in Flora 1862, Anhang, p. XXX, XXXI, XXXIV, XIX. — Daselbst noch sehr zahlreiche ähnliche.

während der isolirte Cylinder des saftigen Markes unter gleichen Umständen um 3—6% sich verlängert[1]). Es bedarf einer gewissen Kraft, um einen so verkürzten Holzstreifen zu der Länge zu dehnen, welche er im unverletzten Pflanzentheil besass. Hängt man ihn am einen Ende auf, befestigt man am anderen eine Waagschale, so kann durch die aufgelegten Gewichte bestimmt werden, welche Last nöthig ist, um ihn zu jener ursprünglichen Länge zu dehnen. Ist dann der Querschnitt des Streifens bekannt, so lässt sich berechnen, welcher Druck auf ihn in der lebenden Pflanze wirkte[2]). Dieser Druck ist ein sehr hoher.

Einige Beispiele: An einem jungen Sprosse von Vitis vinifera wurde ein 67 M.M. langes Stück mittelst Durchstechens geschwärzter Nadeln bezeichnet, und ein möglichst gleichbreiter Längsstreifen des Holzes dieses Stückes isolirt. Der Streifen, gleichmässig 2,2 M.M. breit und 1,3 M.M. dick, hatte sich zwischen den beiden geschwärzten Punkten auf 65,8 M.M. verkürzt. Es bedurfte der Belastung der seinem unteren Ende angehängten, 2,31 Gr. schweren Waagschale mit 70 Gr., um jenes während des Versuchs fortwährend feucht gehaltene Stück wieder auf die frühere Länge zu dehnen. Giebt für den Querschnitt von 2,86 Quadr. M.M. eine Belastung von 72,31 Gr.; für 1 Quadr.M.M. 24,475 Gr., = 2,375 Atmosphären.

Die Spannung steigt in jedem Organe, jemehr dasselbe der Beendigung seines Wachsthums sich nähert. Die Streckung der in den Vegetationspunkten angelegten Zellenmassen wird vermittelt durch die Dehnung nach bestimmten Richtungen der expansivsten Gewebe. Beim Beginn der Streckung ist die Differenz des Ausdehnungsstrebens der in der Expansion zurückbleibenden Gewebe von derjenigen der expansivsten Gewebe unbeträchtlich, mit anderen Worten: die Dehnbarkeit der Widerstand leistenden Gewebe ist gross. Sie nimmt im Verlaufe der Streckung ab. Endlich erreicht die Widerstandsfähigkeit einen Grad, welcher dem Ausdehnungsstreben der Schwellgewebe auf die Dauer das Gleichgewicht hält. Damit ist das Wachsthum des Organs beendet. In anschaulicher Weise zeigt sich dies bei dem Vergleiche jüngerer und älterer Stängelglieder eines und desselben Sprosses. Als Beispiel möge gegenüberstehende Tabelle dienen. Sie giebt Messungen, die an Internodien verschiedener Entwickelung von Individuen des Ricinus communis angestellt sind, die neben einander vegetirten. Sämmtliche Messungen sind an zwei auf einander folgenden warmen Regentagen angestellt, während deren die Pflanzen von Saft strotzten. Die erste Zahlencolonne giebt die Länge des am unverletzten Internodium mittelst zweier Nadeleinstiche bezeichneten Stückes. Die zweite enthält die Distanz der eingestochenen Punkte auf einem, aus dem betreffenden Internodium herauspräparirten Längsstreifen des Holzcylinders. Die dritte giebt den Querschnitt dieses Streifens an, berechnet aus der Breite und der mikrometrisch gemessenen Dicke desselben. Die vierte Zahlenreihe zeigt die Belastung an, deren es bedurfte, um den Holzstreif zwischen den eingestochenen Punkten bis zur ursprünglichen Distanz derselben zu strecken. In der fünften ist der, in der lebenden Pflanze auf den Quadratmillimeter des Querschnittes des Holzringes wirkende Druck verzeichnet.

Eine dritte Methode der Messung des maximalen Druckes, unter welchem pflanzliche Membranen durch Wasseraufnahme ihr Volumen noch zu vermehren vermögen, ist die folgende. Es ist bekannt, dass aufquellende keimende Samen auf die Wände sie einschliessender Gefässe einen gewaltigen Druck üben. Ein

1) Hofmeister in Pringsh. Jahrb. 2, p. 255. 2) Derselbe in Flora 1862, p. 150.

gewöhnliches Verfahren, die Näthe von Schädeln zu sprengen, besteht darin, dass man die entleerte Schädelhöhle mit trockenen Erbsen füllt, dann die Schädel in Wasser legt. Die aufquellenden Erbsen platten sich gegenseitig zu Polyedern ab, und treiben endlich die Suturen der Schädelknochen auseinander. Das Aufquellen ist in seinen späteren Stadien von beträchtlicher Gasentwickelung begleitet. Hales[1] hat eine Messung der Spannung dieses Gases angestellt. Er goss in ein starkes eisernes cylindrisches Gefäss von 2¹/₄" Dmss. und 5" Höhe des Innenraums auf ¹/₂" Höhe Quecksilber, stülpte in dieses eine oben geschlossene Glasröhre, in deren offenem unteren Ende etwas gefärbter Honig sich befand, und füllte das übrige Gefäss mit Erbsen und Wasser. Darauf setzte er, mittelst einer ledernen Liderung, einen flachen Deckel auf die Mündung des Gefässes, welcher Deckel unter einer Ciderpresse luftdicht angedrückt ward. Nach 3 Tagen wurde das Gefäss geöffnet. Das Wasser war vollständig von den Erbsen eingesogen, an seiner Stelle Gas. Die Innenseite der in das Quecksilber eingestülpten Glasröhre war bis reichlich ²/₃ ihrer Höhe von dem gefärbten Honig überzogen: ein Beweis, dass im geschlossenen Gefässe das Quecksilber so hoch empor gepresst war. Das von den Erbsen ausgeschiedene Gas hatte somit unter einem Druck von 2¹/₄ Atmosphären gestanden. — Man überzeugt sich leicht, dass bei einem annähernd ebenso hohem Drucke die Erbsen noch an Volumen zunehmen. Ich giesse in eine, 20 Mill. Durchmesser haltende, lange, unten geschlossene Glasröhre einige Cm. hoch Quecksilber. In eine zweite, etwas längere und erheblich

	I.	II.	III.			IV.	V.
1. Aus dem Internodium unter der jüngsten entfalteten Inflorescenz	98 M.M.	96,5 M.M.	Breite 3,5 M.M.;	Dicke 0,12 M.M.;	Querschnitt 0,42 □M.M.	39 Gr.	9,3 G.
2. Aus Aehnlichem etwas weiter entwickelten Internodium einer anderen Pflanze	127 -	126,2 -	- 6 - ;	- 0,15 - ;	- 0,9 -	95 -	10,5 -
3. Aus dem Internodium unterhalb desjenigen, an welchem Messung 1 gemacht ist	168 -	165,5 -	- 5 - ;	- 0,18 - ;	- 0,9 -	105 -	11,7 -
4. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 2	165,5 -	163 -	- 4 - ;	- 0,2 - ;	- 0,8 -	200 -	25 -
5. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 3	177 -	176 -	- 6 - ;	- 0,2 - ;	- 1,2 -	600 -	50 -
6. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 4	183,5 -	180 -	- 6 - ;	- 0,25 - ;	- 1,5 -	720 -	48 -
7. Aus dem Internodium unterhalb dem sub 5	175,5 -	172 -	- 6 - ;	- 0,3 - ;	- 1,8 -	900 -	50 -

[1] Veget. Staticks, p. 204.

dünnere Glasröhre (Dmss. 12 Mill.) giesse ich ebenfalls einige CM. hoch Quecksilber, fülle den übrigen Raum die Röhre mit kugeligen trockenen Erbsen von unter sich annähernd gleichem bekannten Durchmesser und mit Wasser, verstöpsele die Röhre leicht, kehre sie um, und tauche sie in das Quecksilber der weiteren Röhre so weit ein, dass die Quecksilberspiegel beider Röhren gleich hoch stehen.) Dann giesse ich in die äussere Röhre Quecksilber bis zur Höhe von 1,25 M. auf. Obwohl nun der Inhalt der inneren Röhre unter einem Drucke von $1\frac{2}{3}$ Atmosphären steht, beginnen gleichwohl die Erbsen zu quellen. Ohne dass zunächst eine sichtbare Ausscheidung von Gas statt fände, wird das Quecksilber in der äusseren Röhre langsam emporgetrieben. Bald, nach 24—36 Stunden, steigt es rascher während zwischen den Erbsen Gasblasen sich zeigen. Auch wenn die Druckhöhe des Quecksilbers 1,5 M. also 2 Atmosphären überschritten hat, nehmen die Erbsen noch an Volumen zu, und zwar bis auf das Dreifache des Durchmessers, endlich durch Druck gegen die Wände des Glasrohrs und gegen einander polyëdrisch werdend. Die Volumenzunahme kommt erst unter dem Drucke einer Quecksilbersäule von beiläufig 2 M. Höhe zum Stillstande.

§ 34.

Allgemeine Bedingungen der Spannung pflanzlicher Zellhäute.

Die Spannung lebender Zellmembranen beruht auf verschiedenem Maasse der Wasserimbibition differenter Schichten. Sie ist somit abhängig von der Anwesenheit einer gewissen Menge von Imbibitionswasser überhaupt. Ihr Vorhandensein ist bedingt durch den Eintritt eines bestimmten Minimum von Wasser in die Membran; sie wird gesteigert durch den freien Zutritt grösserer Mengen von Wasser, und sie wächst unter solchen Umständen, bis das Maximum der Wasseraufnahme der imbibitionsfähigsten Schichten der Membran erreicht ist. Die Abnahme des Turgor einer Pflanze oder eines Pflanzentheils bei Wasserverlust durch Verdunstung, das W e l k e n, und die Wiederzunahme des Turgor bei reichlicher Wasserzufuhr zu der gewelkten Pflanze sind alltägliche Erscheinungen. Die Verminderung des Turgor, als welche das Welken sich zu erkennen giebt, ist von einer sehr merklichen Verringerung des Volumen begleitet[1]).

Dass das Welken oder das Wiederstraffwerden gewelkt gewesener Pflanzen nicht auf Verminderung oder Wiederzunahme der endosmotischen Spannung beruhen, geht aus der Entdeckung Unger's hervor, dass abgewelkte Pflanzentheile, deren Gewicht genau bestimmt wurde, und die man dann, nach luftdichtem Verschliessen vorhandener Schnitt- oder Wundflächen in einen wasserdampfgesättigten Raum von ihnen gleicher und gleichbleibender Temperatur brachte, nach einigen Stunden Verweilens in diesem Raume wieder turgescent werden, aber dabei keinerlei Gewichtszunahme erkennen lassen. Der Turgor hat sich also wieder hergestellt, ohne dass Wasser von aussen aufgenommen wurde. Die erneute Straffheit der Gewebe beruht auf einer geänderten Vertheilung des in ihnen enthaltenen Wassers[2]). Eine andere Vertheilung des in den Zellräumen enthaltenen Wassers würde die Summe der endosmotischen Spannungen nicht vermehren. Wohl aber kann der Turgor der Gewebe dadurch sich herstellen, dass die expansiveren Schichten der Zellmembranen den Inhaltsflüssigkeiten der Zellen Wasser entziehen.

---

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1858, p. 188 und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 250.
2) Unger in Ber. Wiener Akad. 9, p. 885.

Wenn die Wände der Zellen dadurch an Flächenausdehnung zunehmen, so brauchen deshalb nicht die Volumina der von ihnen umschlossenen Zellenhöhlungen zu wachsen. Es ist vorauszusetzen, dass sobald die Häute einer Zelle in dem Maasse sich dehnen, dass das Volumen der Inhaltsflüssigkeit deren Raum nicht mehr auszufüllen vermag (so dass ein luftverdünnter Raum sich bilden müsste), dass dann sofort der Druck der Atmosphäre, der unmittelbar oder mittelbar alle Zellen, auch die des Innersten vielzelliger Pflanzen beeinflusst, die Zellmembranen einwärts, nach dem Mittelpunkt der Zelle hin gewölbt, drücken würde. Dadurch würde, trotz Zunahme der Flächenausdehnung der Zellenwände, der Raum der Zellenhöhlung stationär bleiben. — Auch an abgerissenen Fetzen der freien Zellenaussenwände der Epidermis von Liliaceen lässt sich das Welken einer von Zelleninhalt gar nicht beeinflussten Membran constatiren. Hält man lange solche, an der Aussenfläche concav gewordene Fetzen bei nicht allzu trockener Luft mit der convexen Seite nach oben, so nimmt in den ersten 30—40 Secunden die Krümmung eher zu als ab, obwohl bereits die convexe Seite durch Austrocknung sich verkurzt, wie aus der beginnenden Torsion der Fetzen hervorgeht. Die Last des Endstücks des Fetzens beugt dabei die Mittelgegend desselben nach abwärts. Hält man dagegen die concave Seite nach oben, so nimmt die Incurvation sofort und stetig ab.

Spannung lebender Zellmembranen tritt nur nach Ueberschreitung eines, für verschiedene Pflanzenarten sehr verschiedenen, Minimum der Temperatur ein. Wächst von da ab die Temperatur innerhalb dem Gedeihen der Pflanze überhaupt förderlichen Gränzen, so nimmt auch der Turgor der Gewebe zu, dafern nicht andere Einflüsse, namentlich Steigerung der Verdunstung, gleichzeitig entgegen wirken. Membranen von absolut hoher Imbibitionsfähigkeit erfahren durch Temperaturzunahme eine relativ höhere Steigerung derselben, als solche von an sich geringer Capacität für Wasser.

Einige immergrüne Gewächse bieten bequeme Gelegenheit zur Beobachtung dieser Verhältnisse. Die langnadeligen Kiefern, wie Pinus Strobus, oder noch besser Pinus excelsa Wall., lassen während warmer Witterung die Nadeln ihrer aufwärts gerichteten Blätterbüschel graziös überhängen. Sinkt die Temperatur, so ist der Scheitelpunkt des Bogens weit minder über den Anheftungspunkt der Nadel erhaben. Nähert sich die Temperatur dem Gefrierpunkt, so hängen die Nadeln schlaff von den Zweigen herab. — Euphorbia Lathyris überwintert ihre während der ersten Vegetationsperiode angelegten Blätter; wie bekannt hängen diese zur Sommerszeit in Winkeln von etwa 30° über die Horizontebene aufgerichteten Blätter zu kalter Winterszeit schlaff am Stängel herab. Tritt im Winter wärmere Witterung ein, so vergrössert sich der Winkel zwischen Blättern und Stängel; kommt der warme Frühling, so richten die schlaff gewesenen sich wieder straff auf. Belastet man ein solches Blatt durch ein um sein Ende gelegtes Band aus Blattzinn, so senkt sich ein solches Blatt bei Temperaturerniedrigungen, welche auf andere Blätter derselben Pflanze keinen Einfluss üben; und nur bei besonders hohen Temperaturen hat es gleiche Winkelstellung zur Horizontebene mit den übrigen. — Es bedarf kaum der Erwähnung, dass aus der Beeinflussung der Ausdehnung der Membranen durch die Temperatur in der Weise, wie die Temperaturänderung überhaupt, ohne Complication mit anderen Verhältnissen wirkt — durch Ausdehnung bei Erwärmung durch Zusammenziehung bei Abkühlung — diese Erscheinungen ebenso wenig befriedigend sich erklären lassen, als durch Bezugnahme auf die Beeinflussung von Endosmose und Filtration durch Temperaturschwankungen. Die Einwirkungen der Temperaturschwankungen in letztern beiden Beziehungen sind nicht ausreichend, die beobachteten Wirkungen hervorzubringen. Uebrigens ist die Begünstigung der Imbibition überhaupt erheblich imbibitionsfähiger Membranen durch Steigerung der Temperatur bei Ausschluss der Verdunstung eine Erscheinung des täglichen Lebens[1].

---

1) Siehe u. A. die hier einschlagenden Daten bei Sachs: Krystallbildungen beim Gefrieren und Veränderungen beim Aufthauen saftiger Pflanzentheile, in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 1.

Aeussere Einflüsse mannichfacher Art vernichten den Turgor der Zellhaut. Quetschung, heftiger Druck und Stoss, — plötzliche oder übermässige Wasserentziehung; der plötzliche Wechsel weit auseinanderliegender oder der Eintritt extremer Temperaturen, andauernde Aenderung der chemischen Zusammensetzung des Mediums, in welchem die Zellen leben; intensive elektrische Schläge — alle diese Einflüsse bringen die gespannte Zellhaut zur Erschlaffung, die von Volumenverminderung begleitet ist. Die Substanz, welche bei dieser Volumenverminderung verloren geht, kann keine andere sein; als ein Theil des Imbibitionswassers. Denn die Beobachtung unter dem Mikroskope zeigt, dass Häute lebendiger Zellen, z. B. grösserer Süsswasseralgen, deren Spannung unter dem Mikroskope durch hohe Temperatur oder durch Quetschung vernichtet wird, keinen vom umgebenden Wasser verschiedenen Stoff an dasselbe abgeben. Einwirkungen, welche den Turgor der Zellmembran für immer aufheben, setzen auch dem Leben der Zelle eine Gränze. Die in der lebenden Pflanzenzelle vorhanden gewesene Spannung kann der abgetödteten durch kein Mittel wieder gegeben werden. Mit dem Verlust der natürlichen Spannung ändert sich auch das Maass der Permeabilität der Membranen. Sie werden um Vieles durchlässiger für Wasser und Gase.

Die Vernichtung des von der Spannung des flüssigen Inhalts unabhängigen Turgor der Zellhaut zeigt in anschaulicher Weise folgender einfache Versuch. Man durchschneide eine lange Stängelzelle einer Nitella dicht an dem einen Ende mittelst einer scharfen Scheere, vorsichtig jede Knickung oder Beugung der Zelle vermeidend. Die geöffnete cylindrische Zellhaut bleibt straff; sie vermag, am einen Ende gefasst und wagrecht gehalten, eine sehr geringe Belastung des freien Endes, eine mässige Beugung zu ertragen. Uebersteigt aber die Biegung ein gewisses, sehr niedriges Maass, so knickt die Zelle an der Stelle der stärksten Krümmung ein. An diesem Punkte ist sie fortan schlaff, spannungslos, während die übrigen Theile die bisherige Spannung noch beibehalten. Erst nach grobem, mechanischem Eingriff auf jeder einzelnen Stelle der Zellhaut (z. B. nach Rollen derselben zwischen den Fingerspitzen) wird sie in ihrer ganzen Ausdehnung schlaff, und zwar unter erheblicher Verminderung der Länge. — Analoge Erscheinungen gehören in der Phytotomie zu den täglichen Erfahrungen. Die Wände grosser Zellen saftreichen Parenchyms, deren Innenräume durch das anatomische Messer geöffnet wurden, bleiben straff, wenn der Schnitt mit scharfem Messer rasch geschah; sie collabiren, wenn sie durch die stumpfe Schneide oder die zaghafte Führung des Messers gequetscht wurden. — Nicht minder eine alltägliche Erscheinung ist die Vernichtung des Turgor der Zellhaut durch hohe Temperatur: an jedem gekochten Gemüse ersichtlich. Es bedarf bei Weitem nicht des Eintritts der Siedhitze zu dieser Vernichtung. Ich sah frische Sprossen von Cucurbita, Ecballium, Tradescantia, Vallisneria bei 10 Min. langem Aufenthalte in Wasser von + 60° C. vollständig erschlaffen. — Der zerstörende Einfluss raschen Temperaturwechsels auf die Spannung der Zellhäute zeigt sich auffällig bei dem Erfrierungstode der Pflanzen. Dieser tritt nur bei raschem, nicht bei langsamem Aufthauen gefroren gewesener Gewebe ein, und beruht auf der, von grosser Zunahme der Durchlässigkeit für Wasser gefolgten Aufhebung des Turgor der Zellmembranen[1]. Völlige Austrocknung hebt selbstverständlich den Turgor auf; getrocknet gewesene Membranen erhalten auch bei reichlichster Wasserzufuhr das frühere Ausdehnungsstreben nicht wieder. Die Fähigkeit zur Einlagerung von Wasser in die Membran ist durch Austrocknen dauernd herabgestimmt; und damit auch die Permeabilität (S. 288). Plötzliche Wasserentziehung wirkt ähnlich. Behandelt man lebende Fadenalgen, wie Cladophora, Spirogyra mit einer mässig concentrirten Zuckerlösung, die den protoplasmatischen Inhalt eben nur zur Contraction bringt, die Spannung der Zellhaut zunächst nicht beeinflusst, so bleibt die Zellhaut

1) Sachs in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 10.

turgid, auch wenn durch Verdunstung der Flüssigkeit langsam dem Sättigungspunkte sich nähert. Bringt man aber sofort eine concentrirtere Zuckerlösung mit solchen Zellen in Berührung, so sinkt die Zellhaut faltig zusammen. — Als Belege für den Collapsus der Zellmembran bei Aenderung des die Zellen umgebenden Mittels können ebenfalls Erscheinungen des gemeinen Lebens dienen: ich erinnere an das rasche Welkwerden der Salatblätter, die in verdünntem Essig liegen.

§ 35.

Dauernde Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen durch die Schwerkraft; geocentrische Krümmungen.

Zwei Agentien, deren Einwirkung auf die Gestaltung beweglichen Protoplasmas zur Zeit noch unerforscht ist, sind von tief greifender Einwirkung auf die, durch die Fähigkeit zur Wasseraufnahme bedingte und vermittelte Expansion und Dehnbarkeit der Zellmembranen: die Schwerkraft und das Licht[1]).

Gewebe, deren Zellmembranen spannungslos oder in sehr geringer Spannung sind, folgen passiv dem Zuge ihrer Schwere. Dass ihre Zellmembranen relativ fest, dass sie gegen die Einwirkung von Wasser dauernd widerstandsfähig sind, hindert nicht, dass die Theilchen derselben unter der Einwirkung der eigenen Last gegen einander verschiebbar sind; dass sie eine Plasticität besitzen, welche sie befähigt, unter dem Einfluss der Schwere ähnliche Krümmungen und Dehnungen zu vollziehen, wie sie in Vegetationspunkten unter der Beeinflussung durch das Wachsthum älterer Organe (S. 128), wie sie bei dem Aufeinandertreffen wachsender Zellen verschiedener Art erfolgen. Diese Bestimmung der Richtung und Entwickelung pflanzlicher Organe durch die Schwerkraft zeigt sich am anschaulichsten und verbreitetsten in der Abwärtskrümmung wachsender Wurzelspitzen. Nur innerhalb des wachsenden Endes ist die Wurzel der Krümmung abwärts fähig. Die krümmungsfähige Stelle rückt stetig nach der Spitze hin[2]). Dass die Schwerkraft es ist, welche die Richtung intensiv wachsender Wurzeln (z. B. der Hauptwurzeln keimender Embryonen) gegen den Erdmittelpunkt bestimmt, wird durch den Erfolg eines jeden Versuches bewiesen, bei welchem die Schwerkraft durch eine andere Kraft ersetzt wird.

Derartige Versuche stellte zuerst Knight[3]) an. Er befestigte Samen von Vicia Faba auf einer, in rascher Rotation begriffenen, feucht erhaltenen Scheibe aus Holz, und liess sie während der andauernden drehenden Bewegung der Scheibe keimen. So war die Schwerkraft durch die, in Richtung der Radien der Rotationsachse wirkende Centrifugalkraft ersetzt. Die Stängel richteten sich, welches auch die Lage der Samen war, constant radial nach der Rotationsachse, die Wurzeln radial nach aussen. Stand die Rotationsachse vertical, so bildeten Wurzeln und Stängel mit der Ebene des Horizonts einen Winkel, der die Resultante aus dem Zusammenwirken der Centrifugal- und Schwerkraft auf die plastische (individuell in sehr verschiedenem Grade plastische) Substanz des Vegetationspunktes der Wurzeln, beziehendlich auf die der Aufwärtskrümmung fähigen Stängel ausdrückt; — einen Winkel, welcher für in diesen Beziehungen gleichartig beschaffene Organe um so kleiner wird, je länger der Rotationsradius ist, je schneller die Umdrehungen erfolgen (die Cotangente dieses Winkels ist proportional dem Rotations-

1) Die hier in Frage kommenden Verhältnisse werden im vierten Bande dieses Buches eingehende Behandlung von anderer Seite finden. An gegenwärtiger Stelle beschränke ich mich darauf, sie in soweit zu erörtern, als sie auf das Gebiet der Histologie übergreifen.

2) Ohlert in Linnaea, 11 (1837), p. 615. 3) Philos. Transact. 1806, p. 99.

radius und dem Quadrate der Rotationsgeschwindigkeit[1]). Steht die Rotationsachse horizontal, so sind Stängel wie Wurzeln genau radial gerichtet. Die Versuche wurden mehrfach wiederholt: durch Dutrochet[2]), welcher auch Blattstiele der Aufwärts-, beziehendlich Einwärtskrümmung fähig fand, und die Erklärung eines alten Versuches Hunter's dahin lieferte: dass bei Keimung eines in der Rotationsachse selbst angebrachten Stammes Stängel und Wurzel insofern innerhalb der wagrecht gestellten Rotationsachse sich entwickeln, als ersterer der zufällig vorhandenen Hebung, letzterer die Senkung einer nicht genau horizontalen Rotationsachse folgt; — durch Wigand[3]) und durch mich[4]), stets mit dem gleichen Erfolge. Die von mir verwendeten Apparate sind Laufwerke (Uhrwerke ohne Pendel oder Unruhe), welche für geringe Belastung durch Federn, für schwere durch Gewichte in Bewegung gesetzt werden. Die Regulirung der Drehungsgeschwindigkeit geschieht durch die Belastung selbst. Als Recipienten für die keimenden Samen benutze ich Paare grosser Uhrgläser, von bis zu 30 Centimeter Durchmesser. Das eine ist an der Rotationsachse befestigt, seiner Innenfläche sind eine Anzahl Korkstücke aufgekittet und es wird mit einer dicken Lage feuchten Fliesspapiers ausgelegt. Auf die Korkstücke werden die mit Stecknadeln durchbohrten, eingeweichten, im Beginn der Keimung begriffenen Samen aufgespiesst. Die zweite, gleich grosse Urschale, über die erste gedeckt, schliesst den Raum ab. Beide Uhrgläser werden durch Umlegung eines breiten Kautschukbandes an einander befestigt. Auf solche Weise können Hunderte keimende Samen verschiedenster Art gleichzeitig dem Versuche unterworfen werden. Sorgt man für haufigen Ersatz des durch die Centrifugalkraft heraus geschleuderten Wassers (der Apparat wirkt wie eine Centrifugaltrockenmaschine), so können die keimenden Samen 10—14 Tage lang in Vegetation erhalten werden, bis zur vollen Entfaltung ihrer im Embryo angelegten Stängel-, Wurzel- und Blattorgane. — Mein grösseres derartiges Instrument gestattet, bei über 1 Kilogr. Belastung und verticaler Stellung der Rotationsachse die Rotationsgeschwindigkeit auf 8 Drehungen in der Secunde zu steigern. — Dass von mehreren Seiten bis auf die neueste Zeit Einspruch gegen die Beweiskraft des Knight'schen Versuchs erhoben wurde, sei geschichtlich erwähnt. Einer Entgegnung bedarf es nicht.

Nicht allein das Gewebe des von der Wurzelmütze umschlossenen Vegetationspunktes wachsender Wurzelspitzen ist, wie das anderer Vegetationspunkte, spannungslos, die Abwesenheit der Differenzirung der Gewebe in expansive und passiv gedehnte erstreckt sich auch auf eine Strecke des Dauergewebes des bleibenden Theiles der Wurzel; bei intensiv wachsenden auf eine längere Strecke als bei langsam sich entwickelnden. In Wurzeln letzterer Art ist der plastische Abschnitt des Wurzelgewebes fast oder ganz vollständig von den starren Zellschichten der Wurzelmütze bedeckt. Solche Wurzeln werden von der Schwerkraft wenig oder nicht afficirt; sie folgen im Ganzen dauernd, nicht nur während der ersten Stadien der Entfaltung, wie raschwachsende Wurzeln dies thun, der bei ihrer Anlegung eingeschlagenen Richtung (Seitenwurzeln höherer Ordnung; sogenannte Thauwurzeln von Bäumen). Auch an Wurzelspitzen deren Wurzelmütze den plastischen Abschnitt des Dauergewebes nicht völlig überdeckt, tritt die Plasticität dieses Theiles nur dann und insoweit hervor, als das nach hinten stetig in gespanntes Gewebe übergehende spannungslose Stück der Wurzel von der Seite der Wurzelspitze her durch die Thätigkeit des Vegetationspunktes neue Theile angesetzt erhält; — als die Wurzeln intensiv wachsen. Unter solchen Umständen aber ist die Passivität des Verhaltens des Wurzelendes zur Schwerkraft höchst auffällig. Eine wachsende Wurzelspitze kriecht auf einer horizontalen undurchdring-

1) Formel in Wigand Bot. Unters. Brschw. 1854, p. 150, Anm.
2) Dutrochet Mémoires 2, p. 8. 3) Wigand. Bot. Unters. Brschw. 1854, p. 144.
4) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 175 und Pringsh. Jahrb. 3, p. 77.

lichen Unterlage, einem feuchten Brete z. B. platt und der Unterlage dicht angeschmiegt hin, ohne je einen nach unten concaven Bogen zu bilden [1]. Trifft eine Wurzel senkrecht auf ein undurchdringliches Hinderniss mit horizontaler Fläche, so breitet sich das Wurzelende über dieser Fläche seitlich etwas aus; es erhält ein Ansehen, als wäre es mit Gewalt auf die Ebene aufgestampft worden (ein häufiger Fall bei Cultur von Zea Mays in Blumentöpfen). Drängen sich junge Wurzelenden zwischen eng an einander liegenden festen Körpern, z. B. Steinen im Boden, hindurch, so folgt die Gestaltung ihrer Masse allen Aus- und Einbuchtungen der angränzenden Körper aufs Genaueste. Werden Wurzeln von Keimpflanzen in dunstgesättigtem Raume wagrecht aufgestellt, nachdem von der wachsenden Wurzelspitze eine Längshälfte durch einen Schnitt nahezu vollständig entfernt wurde, so krümmt sich die Wurzel, dafern sie das Experiment überlebt und weiter wächst, nach unten, gleichviel ob die Schnittfläche nach oben, nach unten oder seitwärts gekehrt war [2]. Als ich Internodien mit jungen, sehr dicken und kräftigen Wurzeln von Zea Mays in einen Rotationsapparat brachte, und sie hier sehr raschen Drehungen (8 in der Secunde) bei einem Rotationsradius von 12 bis 15 Centimeter) unterwarf, verminderte das während des Versuchs wachsende Wurzelstück seinen Querdurchmesser um $^1/_3$ bis $^1/_4$. Nach Beendigung des Versuches weiter gewachsene Strecken der Wurzel erlangten ungefähr die frühere Dicke wieder, das während der Rotation gewachsene Stück zeigte sich als deutliche Einschnürung.

Auch wenn die Differenz des specifischen Gewichts des Medium, in welchem Wurzeln sich entwickeln, von dem spec. Gew. ihrer eigenen Substanz nur gering ist, so wird dennoch ihre Richtung in ähnlicher Weise durch die Schwerkraft bestimmt, als wenn sie sich in feuchter Luft oder in von Gas erfüllten Interstitien des Bodens entwickeln. So bei der Entwickelung der Wurzeln von Wasserpflanzen in Wasser; auch in solchem Wasser, welches Salze in dem Gedeihen der Pflanze nicht hinderlichen, aber immerhin ansehnlichen Mengen gelöset enthält. Ein sehr anschauliches Beispiel hierfür liefert Ranunculus aquatilis, und ganz besonders eine Form desselben [3], welche in der Nähe mehrerer thüringer Salinen in erhebliche Mengen von Kochsalz haltendem Wasser wächst. Die Wurzeln wachsen in Glascylindern, bei Ausschluss seitlicher Beleuchtung, im Wasser fusslang senkrecht abwärts. — In Medien, deren Dichtigkeit diejenige der Wurzelsubstanz übertrifft, wachsende Wurzeln beugen ihre sich verlängernden Enden aufwärts. Wurzeln von unverrückbar befestigten Keimpflanzen, deren Spitzen zu einiger Tiefe in Quecksilber eintauchen, richten die Enden aufwärts, dafern unter solchen Verhältnissen noch ein Wachsthum der Pflanze stattfindet (sehr häufig gehen die Pflanzen zu Grunde [4]).

1) Dafern nicht in den älteren Theilen der Wurzel eintretende Gewebspannung Aufwärtskrümmung dieser Theile, und dadurch Emporhebung der Wurzel veranlasst. Geschieht dies, so senkt sich die Wurzelspitze bei weiterem Wachsthum wieder steil abwärts. — Beim Experiment kann man dem Eintritt solcher Aufwärtskrümmung durch Fixirung (etwa durch Ankleben mit Wachs) der Wurzel dicht hinter dem Vegetationspunkte für längere Zeit vorbeugen (Hofmeister a. a. O. p. 199 und 101).

2) Hofmeister a. a. O. p. 198 und 100.

3) Von Petermann in dessen Pflanzenschlüssel der Umgeb. v. Leipzig als R. pacistamineus Tsch. aufgeführt.

4) Hofmeister a. a. O. p. 204 und 105. Bei Wiederholung des Versuches ist darauf Rück-

Die Plötzlichkeit der Abwärtskrümmung aus der Verticale abgelenkter wachsender Wurzeln hängt ab von dem Grade der Plasticität und der Länge der Zone plastischen Gewebes. Manche Wurzeln senken ihre von den aufgerichteten vorhandenen Theilen aus weiter sich entwickelnden Spitzen in scharfen Winkeln abwärts (baumbewohnende Orchideen, z. B. Acropera Loddigesii, Dendrobium nobile). In den meisten Fällen geschieht die Umbiegung in einem sanften Bogen. Nicht selten wird dauernd eine aus dem Zusammenwirken von Schwerkraft und Streckung der angelegten Gewebe in der ursprünglich eingeschlagenen Direction resultirende Richtung schräg abwärts eingehalten (Wurzeln von Gräsern, Hyacinthen, Küchenzwiebeln z. B.). Treten solche Wurzeln aus einem minder dichten Medium in ein dichteres, aus Luft z. B. in Wasser, so wird der Winkel den sie mit den Lothlinien bilden, ein offenerer; sie entfernen sich noch weiter von der Verticale als zuvor.

Spannungslose Enden wachsender Achsenorgane folgen in ähnlicher Weise dem Zuge der Schwere, wie wachsende Wurzelenden. So die Ausläufer von Equisetum, Typha, Epilobium tetragonum [1]).

Auch einzellige Organe folgen der Schwerkraft passiv. Die Haarwurzeln von Charen und Nitellen senken sich im Wasser senkrecht abwärts, dafern sie beträchtliche Länge erreichen (bis dahin halten sie die Anlegungsrichtung geradlinig ein). Die von Jungermannieen folgen noch auffälliger dem Zuge der Schwere. So besonders deutlich die aus den Unterblättern der baumbewohnenden Frullanien und der Radula complanata entspringenden. Sie erscheinen, an von Buchenstämmen abgelösten Sprossen dieser Moose, wie nach abwärts gekämmt, an abwärts gewachsenen Sprossen nach deren Spitze hin, an horizontal gewachsenen seitlich. Trifft die Spitze solch eines Wurzelhaares auf dem Wege ihres Wachsthums abwärts ein Hinderniss, so schmiegt sie diesem aufs Genaueste sich an. Kleine Objecte werden von dem sich verbreiternden und gelappt werdenden Haarende völlig umfasst. — Besonders deutlich ist die Abwärtskrümmung einzelliger Wurzelhaare an denen solcher Brutknospen der Marchantia polymorpha, welche etwa 24 Stunden nach der Aussaat mit der in Bewurzelung begriffenen Fläche nach oben gekehrt und in feuchter Luft erhalten werden [2]).

Wenn dagegen Organe, innerhalb deren eine Spannung der Zellmembranen besteht, aus ihrer bis dahin eingehaltenen Stellung zur Lothlinie abgelenkt, und dadurch der Einwirkung der Schwerkraft auf andere, als die bis dahin von derselben afficirten Zellmembranen zugänglich gemacht werden, so erfolgt eine Zunahme der Ausdehnung der vom Zenith weiter abgelegenen Membranen, deren Ergebniss eine Krümmung aufwärts, an der oberen Seite concav, an der unteren Seite convex ist. Diese Erscheinung ist allgemein; sie erfolgt an Pflanzentheilen, die noch im Längenwachsthum begriffen sind, wie auch an völlig ausgewachse-

---

sicht zu nehmen, dass nicht die Längsstreckung der hypokotylen Achse von Keimpflanzen die Wurzeln tiefer in das Quecksilber hineindrücke. Die Fixation muss unterhalb des Wurzelhalses geschehen. Jenes Hereindrücken liegt den älteren Angaben vom Eindringen wachsender Wurzeln in Quecksilber (Pinsot, Ann. sc. nat. 1. Sér. 17, p. 94) und Payer's (Comptes rendus 18, 1844, p. 933) zu Grunde, wie bereits Durand und Dutrochet erschöpfend gezeigt haben (Comptes rendus, 20 (1845), p. 1257).

1) Einzelnheiten bei Hofmeister a. a. O. p. 205 und 106.

2) Mirbel in Mém. ac. Sc. Paris 13, p. 354.

nen (an einjährigen Blattstielen von Hedera Helix, vier Monat alten Blattstielen von Tropaeolum majus z. B.). Sie ist unabhängig von der morphologischen Dignität wie von der physiologischen Function und dem anatomischen Bau der Organe. Sie erfolgt an Stängeln, Blättern und Wurzeln, an vegetativen wie an reproductiven Organen, an den complicirtest vielzelligen, wie an einzelligen. Nur dann tritt sie nicht in die Erscheinung, wenn anderweitige Einwirkungen mit überwiegender Kraft ihr entgegenwirken: wie die Belastung des zur Krümmung strebenden Organs durch ein Gewicht, welches dasselbe nicht zu heben vermag oder durch den Einfluss des Lichtes hervorgerufene Richtungsänderungen.

Die älteren Theile von Wurzeln, die im Boden senkrecht abwärts gewachsen waren, krümmen sich rasch aufwärts, wenn solche Wurzeln, sei es in Luft oder in Wasser, in horizontaler Lage aufgestellt werden. So 22—30 Mill. lange Wurzeln keimender Erbsen binnen 5—8 Stunden innerhalb einer 10 Mill. vom Wurzelhalse aus sich erstreckenden Stelle in Winkeln von 20—30°[1]). Soweit die Wurzeln der Krümmung aufwärts fähig sind, befinden sich auch ihre Gewebe in Spannung. Wird die Wurzel der Länge nach gespalten, so krümmen sich die Hälften jenes älteren Theils an den Schnittflächen concav. Weiter gegen die Wurzelspitze hin unterbleibt die Krümmung.

Die Tendenz zur Aufwärtskrümmung ist in Blattstielen von vielen Pflanzen bei Anwesenheit grosser Differenzen der Gewebespannung scharf ausgeprägt, deren Stängel, bei geringer Spannung der Gewebe, unter normalen Vegetationsbedingungen anderen Einflüssen bereitwilliger folgen, als denen der Schwerkraft. Blattstiele von Tropaeolum majus, Hedera Helix klaffen weit auseinander, wenn sie der Länge nach gespalten werden. Wagerecht gestellt, krümmen sie sich energisch aufwärts. An den diese Blätter tragenden Stängeln derselben Gewächse überwiegt nach dem Hervortreten aus dem Knospenzustande eine gegen die einfallenden Lichtstrahlen convexe Krümmung bei weitem die Aufwärtskrümmung. Werden sie einseitig beleuchtet, an dem Fenster eines Zimmers z. B. cultivirt, so wachsen die Sprossen horizontal vom Lichte hinweg, ins Innere der Stube hinein, während die Blattstiele scharf aufwärts (und gegen die Lichtquelle concav) sich krümmen. Nur die jungen Internodien derselben Pflanze zeigen gleichzeitig ein Krümmungsstreben aufwärts und gegen das Licht hin (concav zum einfallenden Lichtstrahl).

Auch Organe von flacher, plattenförmiger Gestalt zeigen die geocentrische Aufwärtskrümmung, dafern sie dem Einflusse des Lichtes theilweise oder ganz entzogen werden, der bei ihnen noch entschiedener, als bei den ebenen beispielsweise genannten Stängeln, eine gegen den Lichtquell convexe Krümmung bedingt. Die meisten Blätter wölben sich im Tageslichte convex gegen den Lichtquell. In Dämmerung oder ins Dunkle gebracht, wird die Oberseite des Blattes (durch Ausgleichung der heliotropischen Krümmung der Blattstiele) dem Zenith zugewendet, und diese obere Fläche wird dann concav. Pelargonium hederaefolium, Viola odorata zeigen diese Erscheinungen schon nach etwa 24stündigem Verweilen im Dunkeln. Die Sprossen von Marchantieen, Riccieen und laubiger wie auch vieler beblätterter Jungermannieen krümmen sich im diffusen aber vollen Tageslichte gegen die Lichtstrahlen so stark convex, dass sie der Unterlage sich dicht anschmiegen. Im Halbdunkel wachsen sie aufrecht, gegen den Lichtquell schwach hingeneigt; in voller Finsterniss straff aufrecht.

Diese Beispiele mögen genügen, um die auch sonst noch, bei Kletterpflanzen, Ranken, Laubmoosen weit verbreitete Ueberwältigung der geocentrischen Aufwärtskrümmung durch negativen Heliotropismus darzulegen. Auch die bei anderen Pflanzenorganen vorkommende und noch weiter verbreitete Krümmung concav gegen die Lichtquelle, auch der positive Heliotropismus ist im Stande, die geocentrische Aufwärtskrümmung völlig zu verdecken und zu vernichten. v. Mohl sah die Keimpflanzen von Cruciferen, die er in einem mit Ausnahme des

1) Hofmeister a. a. O. p. 188 und 189. Daselbst noch weitere Beispiele.

unteren Endes geschlossenen, im Inneren schwarz angestrichenen Kasten sich entwickeln liess, in welchen das Licht mittelst eines Spiegels von unten her geworfen wurde, ihre Stängel senkrecht nach unten richteten[1]). Dass Sprossen, die in sehr gedämpftem, horizontal seitlich einfallendem Lichte sich entwickeln, eine fast genau horizontale Richtung annehmen, ist eine gemeine Erscheinung, die man an Kartoffeltrieben die in Kellern aus den Knollen ausgewachsen sind, leicht constatiren kann. Minder energische Ablenkungen von der Lothlinie in Folge seitlicher Beleuchtung zeigen die unteren, durch die Krone beschatteten Aeste jedes vollwipfeligen Baumes.

Sind in Gewebespannung begriffene, der Aufwärtskrümmung fähige Organe am einen Ende unverrückbar befestigt, am anderen Ende durch eine Last beschwert, deren Gewicht grösser ist, als dass die Kraft der Aufwärtskrümmung sie zu heben vermöchte, so unterbleibt diese. Dies die einfache Erklärung des Abwärtshängens der Auszweigungen höherer Ordnung von Salix babylonica, Fraxinus excelsior var. pendula und sonstiger »trauernder« Bäume, von Rubus fruticosus L., des schlaffen Aufliegens auf dem Boden der Ausläufer von Fragaria vesca u. s. w. Es ist sehr leicht, durch den einfachsten Versuch — durch das Abschneiden eines solchen Zweiges und seine Aufstellung wagrecht successiv mit allen seinen Kanten nach unten — den Nachweis zu führen, dass solche Sprossen, so lange sie noch nicht verholzt sind, durch die Last des krümmungsfähigen Endstücks abwärts gebeugt werden. Die Verholzung, das Steifwerden des Astes tritt weiterhin in derjenigen Lage ein, welche durch den Zug des lastenden Endstücks zu der Zeit ihm gegeben wurde, während deren er noch weich und biegsam war. Als ich wachsende Zweigenden einer Hängeesche gewaltsam an den älteren Theil des Zweiges in der Richtung aufwärts festband, und in dieser Richtung sie bis zum Eintritt des Winters liess, da sah ich eine Sförmige Biegung des Zweiges eintreten: das nicht durch das Aufbinden emporgehaltene Ende wuchs weiter und senkte sich abwärts. Das gewaltsam aufgerichtete Stück aber verholzte in der gezwungenen Lage, und blieb von da ab dauernd aufgerichtet. — Auf dem Zusammenwirken von positivem Heliotropismus, von Belastung von der Lothlinie abweichender Sprossen durch das krümmungsunfähige Endstück und von geocentrischen Krümmungen beruhen die mannichfachen, specifisch verschiedenen und charakteristischen Richtungen seitlicher Auszweigungen von Bäumen und Sträuchern. Vor Allem ist der Lichteinfluss dabei maassgebend. Ist ein der Aufwärtskrümmung fähiges Organ beiderseits mässig, aber ungleich belastet, so erhebt es das mindest belastete Ende. Ein ausgerissenes und wagrecht hingelegtes Exemplar von Sempervivum oder Sedum reflexum richtet die Wurzel zum Himmel empor; die weit schwerere, an die Krümmung des Stängels sich nicht betheiligende Inflorescenz bleibt auf der Unterlage liegen. Ebenso geht es selbstverständlich her, wenn das obere Ende eines wagrechten Sprosses auf einer horizontalen Unterlage befestigt, das untere frei gelassen wird[2]).

Einzellige Organe bieten nicht minder energische geocentrische Aufwärtskrümmungen dar, als vielzellige. Die Stängelzellen einer Nitella, die einzelligen Träger der Sporangien von Mucor Mucedo richten sich nicht minder schroff aufwärts, als die embryonale Achse einer Haferpflanze oder Bohne. Diese Thatsache allein zeigt schon hinlänglich, dass der Sitz der thätigen Kraft nur innerhalb der Zellwände gesucht werden kann. Denn der im ununterbrochenen Inhaltsraume der sich krümmenden Zelle obwaltende Druck muss, als ein hydrostatischer,

---

1) v. Mohl in Wagner's Handwb. d. Physiol. 4, p. 298.

2) Die Beobachtung derartiger Aufrichtungen wird durch v. Leonhardi (neuere Forschungen des Dr. K. Schimper, Prag 1863. p. 5) als eine ganz neue Entdeckung K. Schimper's gerühmt, und das Verhältniss mit dem Namen der Phytometastase belegt. Das erinnert an die Antwort eines polnischen Juden auf die Frage eines Edelmanns: warum der Hund mit dem Schwanze wedele? »Weiss der Herr das nicht, und ist doch so ein gescheuter Mann. So will ich dem Herrn das sagen: Der Hund wedelt mit dem Schwanze, weil der Hund stärker ist, als der Schwanz. Wär' der Schwanz stärker als der Hund, so würde der Schwanz mit dem Hunde wedeln.«

durchweges gleichmässig sein. Die Aufwärtskrümmung solcher einfacher Zellen erklärt sich leicht aus der in ihnen vorhandenen Spannung zwischen den äusseren und inneren Schichten der Membran. Nimmt das Ausdehnungsstreben der expansiven, oder die Dehnbarkeit der gedehnten Schichten der Wand in der unteren Längshälfte der Zelle zu, so erfährt sie eine Beugung aufwärts.

Der hervortretendste Unterschied zwischen geocentrischen Abwärts- und Aufwärtskrümmungen besteht darin, dass die ersteren passiv sind, die zweiten mit der Entfaltung einer nicht unerheblichen Kraft, mit Energie erfolgen. Wird das wachsthumsfähige Ende einer sich entwickelnden Wurzel mittelst eines Klumpens halbflüssigen Wachses an der äussersten Spitze, und dicht rückwärts vom plastischen Stücke des Endes auf einer Unterlage befestigt, und dann die Unterlage vertical in der Art aufgestellt, dass die Achse der Wurzeln wagrecht ist, so macht das wachsende, an beiden Enden befestigte Wurzelende einen nach oben geöffneten Bogen. Das neu eingeschaltete plastische Stück der Wurzelspitze wird durch seine eigene Last in der Mitte seiner Erstreckung abwärts gezogen[1]; die Krümmung ist derjenigen entgegengesetzt, welche ein an der Spitze freies Wurzelende bei gleicher Aufstellung vollzieht. Wird dagegen ein der Aufwärtskrümmung fähiger Stängel oder Blattstiel an beiden Enden unverrückbar in wagrechter Stellung befestigt, so krümmt er sich binnen kurzer Zeit zu einem nach unten stark convexen Bogen; in demselben Sinne, wie es bei völliger Freiheit sich krümmen würde. — Das Gewicht des an der Aufwärtskrümmung unbetheiligten Endstücks von Sprossen, welches durch die Krümmung gehoben wird, ist in manchen Fällen nicht unbeträchtlich. Ich bestimmte es z. B. bei einer Inflorescenz von Oenothera biennis zu 6 Gr.[2]).

Alle Kanten sich aufwärts krümmender Organe verlängern sich während der Krümmung; von einer Contraction der concav werdenden Kanten kann somit keine Rede sein. Dies ergiebt nicht allein die directe Messung von Stängelgliedern unmittelbar vor und unmittelbar nach der Aufwärtskrümmung[3]), sondern noch schlagender die bereits erwähnte Thatsache, dass wagrecht aufgestellte, mit beiden Enden unverrückbar an einem verticalen, oder unter einem horizontalen Support befestigte krümmungsfähige Organe sich in einem nach oben concaven Bogen krümmen[4]). Die Verlängerung auf der concaven Kante des Organs ist hierbei selbstverständlich.

Die geocentrische Aufwärtskrümmung beruht nach allen Diesem zunächst auf einer relativ stärkeren Verlängerung der convex werdenden Kanten des sich aufwärts krümmenden Organs. Diese Verlängerung kann zu Stande kommen sowohl durch Steigerung der Expansion der Schwellgewebe der unteren Längshälfte des Organs, als auch durch Zunahme der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Zellmembranen desselben. Meist mögen beide Vorgänge betheiligt sein. Die Entscheidung der Frage, welcher beider Factoren der ausschlaggebende ist, lässt sich durch Messung von bestimmten Längsstrecken der eben gekrümmten Organe, durch nachherige Isolirung der Schwellgewebe von den passiv gedehnten und durch Messung der entsprechenden Stücke der frei gelegten Streifen beider führen. Dieses Verfahren hat in vielen Fällen grosse praktische Schwierigkeiten. An

---

1) Hofmeister a. a. O. p. 199 und 101. 2) a. a. O. p. 192 und 94.
3) Eine Reihe solcher Messungen a. a. O. p. 181 und 83. 4) a. a. O. p. 183 und 85.

aufwärts gekrümmten Blättern von Allium Cepa fand ich, dass nach allseitigem Abziehen der Epidermis das Blatt sich gerader, selbst völlig gerade streckte[1]. Analoge Erscheinungen zeigten mir aufwärts gekrümmte Sprossen von Vitis vinifera, Oenothera biennis, Fraxinus excelsior, Erigeron grandiflorum, Cirsium palustre. Ich ziehe daraus den Schluss, dass hier nicht Zunahme des Ausdehnungsstrebens der Schwellgewebe, sondern ein Wachsen der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Membranen die Aufwärtskrümmung hauptsächlich vermittle. — Die Ausgleichung der Krümmung nach Bloslegung der Schwellgewebe axiler Organe ist in der Regel eine nicht vollständige; der Bogen wird flacher, aber er streckt sich nicht gerade[2]. Eine Mitbetheiligung der gesteigerten Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe an der Verlängerung der unteren Kanten ist hiernach selbstredend. Neuere Untersuchungen machen mir wahrscheinlich, dass bei Organen, die noch in starkem Längenwachsthum begriffen sind, dieser Factor sogar der bei der Aufwärtskrümmung vorwiegende sein kann. — Wie dem auch sei: für das Verhältniss der Wassercapacität der Zellmembranen zur activen geocentrischen Krümmung ist diese Frage nicht von Wichtigkeit. Die Zunahme des Expansionsstrebens nicht minder, als die der Dehnbarkeit wird aller Wahrscheinlichkeit nach so gut als ausschliesslich vermittelt durch eine Steigerung der Einlagerung von Wassertheilchen zwischen die festen Theilchen der Membran; einer Einlagerung die vorwiegend in Richtung der Membranflächen erfolgt, und in Bezug auf welche die Vorstellung erlaubt ist, dass in den tiefer gelegenen Theilen des Querschnitts des gegen den Horizont geneigten Organs der Eintritt von mehr Wasser in die Membranen begünstigt werde durch die Schwerkraft, welche — wenn auch in geringem, so doch sicher auch hier nicht unmerklichem Maasse das die Membranen durchdringende Imbibitionswasser afficirt, und grössere Mengen desselben in den Zellwänden tiefer gelegener Gewebsparthieen anhäuft, als in denen relativ höher gelegener.

§ 36.

Dauernde Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen durch Beleuchtung; Heliotropismus.

Von kaum minderer Verbreitung als die Aenderung der Spannungszustände von Zellmembranen durch die Einwirkung der Schwerkraft, ist im Pflanzenreiche ein ähnliches Verhältniss der Zellhäute zum Lichte. Diese Erscheinung tritt in doppelter Weise ein: einseitig vom Licht getroffene Organe krümmen sich an der beleuchteten Seite concav; ihre freien Enden wenden sich zum Lichtquelle hin: positiver Heliotropismus; oder es wird umgekehrt die bestrahlte Seite convex, die freien Enden der beleuchteten Organe entfernen sich vom Lichtquell negativer Heliotropismus.

Positiver Heliotropismus kommt — soweit die Beobachtung reicht — nur solchen Organen zu, innerhalb deren eine erhebliche Spannung der Zellhäute besteht; aber nicht alle Organe mit hoher Spannung der Gewebe sind unbedingt positiv heliotropisch; nicht alle der Aufwärtskrümmung fähigen Organe wenden

1) a. a. O. p. 185 und 87. 2) Messungen a. a. O. p. 186 und 88.

sich unter allen Umständen zum Lichte hin. Der positive Heliotropismus fehlt z. B. den Sprossen der Marchantieen, dafern die Intensität der Beleuchtung ein sehr niedriges Maass überschreitet; er fehlt vielen in hoher Gewebespannung begriffenen Blattspreiten, die zwar im Dunkeln ihre obere Fläche concav, in heller Beleuchtung sie aber convex wölben. Aehnlich der activen geocentrischen Krümmung kommt er bei Organen von verschiedenster morphologischer Bedeutung, physiologischer Verrichtung und anatomischer Structur vor. Die meisten Stängel und Blattstiele krümmen sich ebenso gut gegen einseitig einfallendes Licht, als ältere Wurzeln (sehr entschieden z. B. die von Ranunculus aquatilis); die einzelligen Stängelglieder von Nitellen, die aufrechten einzelligen Fruchtträger von Pilobolus ebenso gut als die vereinzelten Zellenreihen vieler Schimmelpilze oder die zu fest geschlossenen Bündeln vereinigten Zellreihen (Hyphen) der Stiele von Hutpilzen (des Coprinus niveus z. B.). Auch ist die Befähigung zum positiven Heliotropismus ebenso wenig auf noch im Wachsthum, insbesondere im Längenwachsthum begriffene Organe beschränkt, als die zur activen geocentrischen Krümmung. Auch 1½jährige, völlig ausgewachsene Blattstiele des Epheu wenden sich derart in gegen die Lichtquelle concaver Krümmung, dass die Blattfläche den einfallenden Lichtstrahlen in zu diesen annähernd senkrechter Richtung dargeboten wird. Auch sehr alte, längst nicht mehr sich verlängernde Theile von Wurzeln des Ranunculus aquatilis krümmen sich positiv heliotropisch, wenn die bis dahin beschatteten einseitig beleuchtet werden.

Auch bei der positiv heliotropischen Krümmung werden, wie bei der activ geocentrischen, alle Kanten des sich krümmenden Organs verlängert; auch dann, wenn das Organ ein völlig ausgewachsenes ist. Es ist somit ausser Frage, dass die Krümmung auf Contraction von Gewebemasse beruhen könne. Dass dem so ist, beweiset vollständig folgender Versuch. Alte Blattstiele von Hedera Helix oder Tropaeolum majus werden an beiden Enden mit Wachs an einer Spiegelglasplatte befestigt, und diese vor einem innen geschwärzten mit Wasserdampf gesättigten Raume derart aufgestellt, dass die vertical stehende Platte mit derjenigen ihrer Seiten, an welcher die vertical gerichteten Blattstiele ankleben, jenen Raum verschliesst. Die andere Fläche der Glastafel wird dem Lichte zugewendet. Nach 48—72 Stunden zeigen die Blattstiele eine deutliche, wenn auch nicht sehr beträchtliche, gegen die Lichtquelle concave Krümmung[1]). Dass die Kraft, welche diese Verlängerung bewirkt, ihren Sitz in den Zellhäuten hat, ergiebt sich aus der positiv heliotropischen Krümmung einzelliger Organe. Da die Verlängerung sämmtlicher Kanten auch an völlig ausgewachsenen Pflanzentheilen eintritt, die zuvor gerade gewesen waren, so ist anzunehmen, dass bei dem Auftreffen einer Beleuchtung, welche der Richtung nach von derjenigen verschieden ist, an die der Pflanzentheil bis dahin sich gewöhnt hatte, die mindest beleuchteten Kanten die Fähigkeit zu einer, wenn auch geringen, weiteren Streckung erhalten, welcher Dehnung dann auch die concav werdende Kante, eventuell durch passive Dehnung, folgen muss. Organe, welche des positiven Heliotropismus fähig sind, erlangen bei völligem Lichtausschluss eine überaus beträchtliche Zunahme ihrer bevorzugten Dimensionen; sie werden excessiv in die Länge gestreckt. Im Dunkeln gewachsene Stängel schiessen hoch auf; die Länge ihrer

1) Hofmeister a. a. O. p. 188 und 85.

Internodien wird ein Multiplum von derjenigen, die sie im Tageslichte erreichen. Internodien von Sprossen der Nitella flexilis, die im Halbdunkel gewachsen waren, sah ich eine Länge von 11 Centimetern erreichen, mehr als dem Doppelten der dicht daneben in einem gleichen Gefässe mit durchsichtiger Wand gewachsenen Pflanzen derselben Art; — die Trägerzellen der Sporangien des Pilobolus crystallinus im Dunkeln bis 35 Mill. lang werden; etwa das 8fache der normalen Länge. Je intensiver die Beleuchtung, je geringer ist dieses Längenwachsthum; sehr wahrscheinlich ist es der Lichtintensität umgekehrt proportional. So erscheint die Wirkung des Lichtes auf positiv heliotropische Membranen aufs Klarste als eine, die Zunahme der Dehnbarkeit der passiv gedehnten und diejenige der Expansion der Schwellgewebe gleichzeitig retardirende und aufhaltende, als eine relative Erhöhung der Cohäsion und Elasticität der Membranen der intensivst beleuchteten Seite des Organs[1]).

Die fördernde Einwirkung der Beleuchtung auf das Widerstandsvermögen passiv gedehnter Zellhäute zeigt mit besonderer Deutlichkeit eine von Coemans zuerst beobachtete Thatsache. Lässt man Pilobolus crystallinus im Finstern vegetiren, so erreichen die Trägerzellen der Sporangien, wie bereits erwähnt, nach und nach enorme Länge, die Sporangien werden aber nicht abgesprengt. Setzt man Rasen dieses Schimmelpilzes, die bis dahin im Dunkeln gehalten wurden, und die ihre Sporangien bereits angelegt, deren Trägerzellen aber noch nicht bis über das Doppelte der normalen Länge gestreckt haben, dem Lichte plötzlich aus, so werden in kürzester Frist (bei meinen Versuchen binnen $\frac{1}{2}$—5 Minuten) sämmtliche Sporangien von ihren Trägern hinweggeschleudert[2]). Die Absprengung der Sporangien von Pilobolus erfolgt, wie Cohn zeigte[3]), dadurch, dass die Scheitelfläche der grossen Trägerzelle des Sporangium in dessen Innenraum hinein sich wölbt, und — selbst unter hohen Drucke stehend — die Inhaltsflüssigkeit des Sporangium in eine Spannung versetzt, welcher die Seitenwand des Sporangium endlich nicht mehr zu widerstehen vermag. Sie reisst nahe am Grunde ab, und das Sporangium fliegt ins Weite. Befinden sich die Pflänzchen im Dunkeln, so ist die Dehnbarkeit der passiv gedehnten Schichten die Trägerzelle so gross, dass steigende Spannung der expansiven Schichten und des Inhalts stetig nur das Volumen der Zelle vergrössern, und so sich wieder ausgleichen. Trifft aber das Tageslicht die Trägerzellen, so nimmt die Cohäsion ihrer gedehnten Membranschichten rasch zu, und die von jetzt ab weiter steigende Spannung der Trägerzelle bewirkt in kurzester Frist die Explosion[4]). — Pilobolus crystallinus erscheint fast regelmässig und binnen wenigen Tagen, oft in ungeheurer Menge, auf frischem Rossdünger der bei + 15—20° C. (nicht mehr) auf einer Schüssel unter einer Glasglocke gehalten wird. Die Wiederholung des interessanten Experiments ist somit sehr leicht.

---

1) Schon De Candolle hatte das Verhalten der minder beleuchteten Seite gegen das Licht gekrümmter Stängel mit dem von etiolirten Stängeln (bei ungenügender Beleuchtung aufgeschossenen) verglichen, und somit eine der obenstehenden wesentlich identische Erklärung desselben gegeben (Mém. soc. d'Arcueil 1809, 2, p. 104, Physiol. vég. p. 832). Dutrochet hielt dem entgegen, dass bei Längsspaltung senkrecht zur Richtung der einfallenden Strahlen eines so gekrümmten Stängels die convexe Längshälfte ihre Krümmung ausgleiche, die concave noch stärker sich krümme, und zog daraus den Schluss, dass die letztere der bei der Incurvation active Theil sei (Mém. 2, p. 71). Ich habe bereits in meiner ersten Veröffentlichung über Gewebespannung (Berichte Sächs. G. d. W. 1859, p. 203) gezeigt, dass das von Dutrochet angegebene Verhältniss einfach eine Folge der zwischen dem expansiven Parenchym des Stängelinneren und der gedehnten Epidermis bestehenden Spannung ist, und dass somit Dutrochet's Einwurf nicht trifft.

2) Coemans in Bullet. Acad. Brux. 1859, p. 201.

3) Cohn in N. A. A. C. L. N. C. XXIII, 1, p. 515, 532.

4) Hofmeister in Flora 1862, p. 515.

Die Wirkung des Tageslichts auf die Gewächse ist keine gleichmässige und stetige, wie die der Schwerkraft; sie wird durch verschiedenartige Stellung der Lichtquelle, der Sonne, im Laufe jeden Tages mannichfach modificirt und durch den Eintritt der Dunkelheit unterbrochen. Der positive Heliotropismus wird in solcher Weise mannichfach beeinflusst. In wie weit die Veränderung der Stellung die Sonne zur Pflanze Richtungsänderungen von Pflanzenorganen bewirkt, bedarf weiterer Untersuchung; gewiss, dass viele der im gewöhnlichen Leben hieher gerechneten Fälle, z. B. das Uebernicken der Blüthenköpfe von Helianthus annuus successiv nach den verschiedensten Richtungen der Windrose, zum Theil wenigstens kein hieher gehöriges Phänomen, sondern eine Erscheinung der auf periodisch fortschreitender Zu- und Abnahme des Expansionsstrebens bestimmter Gewebe beruhenden Nutation sind (§ 37). Gewiss aber auch, dass das Licht die Nutationsbewegungen in der Art beeinflusst, dass der Theil der Bahn von der Lichtquelle hinweg langsamer zurückgelegt wird, als der zu ihr hin[1]. Weit schärfer prägt sich das Verhältniss des Wechsels von Licht und Dunkelheit zum positiven Heliotropismus aus. Sämlinge von Sileneen und Alsineen (Dianthus deltoïdes, Stellaria media, diese besonders deutlich), von Papilionaceen (Phaseolus vulgaris, Lupinus albus) u. A., die bei Tage sich gegen die Lichtquelle hin stark gebeugt hatten, richten sich während der Nacht mehr oder weniger wieder auf, oft ganz vollständig. Die gleiche Erscheinung tritt ein, wenn sie unter Tages in einen finsteren Raum versetzt werden.

Die bisher betrachtete Form des positiven Heliotropismus, bei welcher die direct beleuchtete Seite als die in ihrer Expansion beeinträchtigte, die mindest beleuchtete als die in der Ausdehnung geförderte sich darstellt, ist die bei Weitem verbreitetste. Eine zweite, völlig eigenartige Form des positiven Heliotropismus kommt bei den Bewegungsorganen der Blätter oder Blättchen vieler Leguminosen, Oxalideen u. A. vor: kissenförmigen Anschwellungen der Einlenkungsstellen der Blattstiele erster oder zweiter Ordnung oder der Blättchen in den Stängel oder den Hauptblattstiel; Anschwellungen, welche zwar auch bei Lichtausschluss periodische Richtungsänderungen vollziehen, deren Bewegungen aber durch Lichteinfluss oder Ausschluss vielfach angeregt, modificirt und geregelt werden. An diesen Bewegungsorganen ist die eine Längshälfte für die Hemmung der Expansion durch Beleuchtung besonders empfindlich; sie ist dafür prädisponirt; die zweite, mit ihr in Antagonismus stehende, gleich jener eine relativ grosse Masse von Schwellgeweben enthaltende Längshälfte des Organs ist diesem Einfluss in nur geringem Grade, vielleicht gar nicht unterworfen. — Indem bei Lichtausschluss die Expansion der einen Längshälfte wächst, während die der anderen stationär bleibt oder auch um ein sehr Geringes zunimmt, überwindet jene die antagonistische Wirkung dieser, und beugt sie in der Art, dass die letztere an der Gränzfläche beider Hälften sich convex krümmt. So kommt eine beträchtliche Richtungsänderung des ganzen Organs zu Stande. Die bei Lichtentziehung anschwellende Hälfte des Bewegungsorgans ist bei der einen Reihe der hieher gehörigen Pflanzen oder Pflanzentheile die untere. Ihre in der Dunkelheit sich steigernde Expansion hebt die von den Bewegungsorganen getragenen Theile empor. So z. B. bei den Kissen der Blättchen der Mimosen, der Trifolien, den

1) Darwin, on climbing plants, p. 65 der Abhandl.

Marsileaarten. Bei einer zweiten Reihe ist es die obere; jene Theile werden im Dunkeln gesenkt. So bei den Gelenkpolstern des Hauptblattstiels und der Blattstiele zweiter Ordnung der Mimosa pudica; den Blättchen der Robinien, Phaseolen, der Oxalideen. Der Einfluss des Lichtes oder der Dunkelheit macht sich hier rascher geltend, als bei irgend anderen heliotropischen Bewegungen: bei Mimosa pudica z. B. schon nach 5, bei Oxalis lasiandra schon nach 10 Minuten. Dass die gesteigerte Anschwellung der an der Aussenfläche convex werdenden Längshälfte des Bewegungsorgans die Dunkelheitstellung herbeiführt, und nicht etwa die Erschlaffung der concav werdenden Längshälfte, ergiebt sich mit Sicherheit aus der Thatsache, dass mit Eintritt der Dunkelheitstellung die Straffheit und Steifigkeit des Organs bedeutend zunehmen[1].

Die Krümmung von Pflanzentheilen convex gegen die Lichtquelle, der negative Heliotropismus, tritt ebenfalls in zwei erheblich verschiedenen Weisen auf. Es giebt Pflanzentheile, die in jeder beliebigen Richtung vom Lichte hinweg sich zu krümmen vermögen. Wird nach erfolgter Krümmung die concav gewordene Seite beleuchtet, so geht die Krümmung entweder in die entgegengesetzte über, oder — falls die gekrümmte Stelle inzwischen beugungsunfähig geworden ist — es nimmt ein jüngerer, inzwischen gewachsener Theil des Organs eine gegen die nunmehrige Richtung der Beleuchtung convexe Krümmung an. Die bis jetzt bekannten negativ heliotropischen Organe solchen Verhaltens sind sämmtlich langgestreckte Gebilde von kreisrundem Querschnitt, zum Theil aus chlorophylllosem, zum Theil aus reichlich chlorophyllhaltendem Gewebe aufgebaut.

Diesen negativen Heliotropismus zeigen bei Chlorophylllosigkeit: Wurzeln der Keimpflanzen von Cichoriaceen und Cruciferen, wie Camelina sativa, Raphanus sativus, Brassica oleracea, Sinapis alba (besonders zu empfehlen), Matthiola incana, Rhagadiolus edulis (ebenso), Cichorium spinosum, Keimwurzeln von Mirabilis jalapa, — bei schwachem Chlorophyllgehalte die Stängel des Chrysosplenium oppositifolium, die Luftwurzeln von Pothos digitata[2], von Stanhopea insignis, Catleya crispa; und ganz besonders die von Chlorophytum Gayanum Sternb. (Cordyline vivipara hortul.), wenn diese in Wasser gezogen werden[3]. Dann strecken sie sich lang, schlank und dünn, sehr abweichend von den dicken rübenförmigen in der Luft sich entwickelnden Adventivwurzeln derselben Pflanze, welche übrigens in ihrer Richtung vom Fenster hinweg den negativen Heliotropismus auch deutlich erkennen lassen. In Wasser gewachsene Wurzeln des Chlorophytum sind die empfindlichsten mir bekannten derartigen Objecte. Bei reichlichem Chlorophyllgehalte sind allseitig negativ heliotropisch die hypokotyledonen Stängelglieder (gewöhnlich fälschlich als Würzelchen bezeichnet) der Embryonen von Viscum album[4] und ohne Zweifel aller Loranthaceen, die Zweige von Hedera Helix[5] und von Tropaeolum majus in ihren stark gestreckten Internodien[6], die von Ficus stipulata Thunb., die Ranken von Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea[7], Bignonia capreolata[8], die Stiele der reifenden Früchte der Linaria Cymbalaria. — Ob auch einzellige Organe negativen Heliotropismus besitzen, ist zwar zur Zeit noch nicht experimentell festgestellt, doch unterliegt es kaum einem Zweifel, dass die Anschmiegung der Erysiphefäden an ihre Unterlage (durch deren Con-

---

1) Man sehe die in § 37 in Bezug auf die sogenannte Nachtstellung der Blattstiele von Mimosa pudica und ganz besonders der Blättchen von Oxalis lasiandra gemachten Angaben.

2) Durand in Ann. sc. nat. 3. Sér. 2, p. 240; Dutrochet und Brongniart, ebends. 5, p. 65. Payer, Comptes rendus 18, p. 35. Nach Durand sind Keimwurzeln von Allium Cepa negativ heliotropisch. Die Wurzeln alter Zwiebeln dieser Pflanze sind es zuverlässig positiv.

3) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1860, p. 208.

4) Dutrochet, Mém. 2. 5) Derselbe, ebends. 2, p. 68. 6) Sachs, mündlich.

7) Knight in philos. Transact. 1812, p. 314. 8) Darwin a. a. O. p. 57.

tact sie dann zu nachträglicher Steigerung des Flächenwachsthums veranlasst werden [1]), und das Eindringen der Keimschläuche von Uredineen, Ustilagineen, Peronosporeen und anderer aus einfachen Zellen oder Zellenreihen bestehender Parasiten in Zellen oder Spaltöffnungen der Nährpflanzen durch negativen Heliotropismus vermittelt werden.

Die Krümmung findet bei den Stängeln von Viscum, Hedera, Ficus stipulata nur auf dem Entwickelungszustande statt, während dessen diese Organe sich noch verlängern; dasselbe gilt von den Wurzeln des Chlorophytum Gayanum. Die krümmungsfähige Stelle ist hier diejenige, innerhalb deren die letzte Streckung der in den Vegetationspunkten angelegten Zellen statt findet. Die äussersten Spitzen der Wurzeln von Chlorophytum sind nicht krümmungsfähig; die jüngsten Internodien von Hedera und Tropaeolum sind positiv heliotropisch, so dass die negative Lichtkrümmung mit dem Eintritt der Bildung oder Erhärtung prosenchymatischer Gewebe zusammenzuhängen scheint [2]). Die Gewebespannung ist an den krümmungsfähigen Stellen indessen gering, namentlich bei Hedera und Chlorophytum oft kaum angedeutet. Doch bestehen in diesem Punkte individuelle Unterschiede. Die Ranken von Vitis und Ampelopsis krümmen sich vom Lichte hinweg, auch wenn sie ihr Längenwachsthum im Wesentlichen beendet haben, und wenn in ihnen eine höhere Spannung der Gewebe vorhanden ist. — Die Wurzeln von Chlorophytum krümmen sich gegen das einfallende Licht auch dann convex, wenn dessen Intensität auf ein äusserst geringes Maass vermindert ist; wenn es z. B. durch einen engen, mit 4fach über einander gelegtem Schreibpapier verschlossenen Spalt einfällt.

Nach einer scharfsinnigen Hypothese v. Wolkoff's [3]) beruht die allseitige negative heliotropische Krümmung auf dem Umstande, dass in den solcher Krümmung fähigen Organen bei einseitiger Beleuchtung, in Folge von Lichtbrechung innerhalb der cylindrischen oder kegelförmigen diaphanen Gewebe an der beugungsfähigen Stelle ein Gewebstreifen im Innern oder nahe an der von der Lichtquelle abgewendeten Aussenfläche des Organs intensivere Beleuchtung empfängt, als irgend ein anderer Theil desselben. Das Vorhandensein derartiger »Brennstreifen« ist experimentell nachgewiesen: an quer abgeschnittenen, seitlich beleuchteten Wurzelspitzen von Chlorophytum, Brassica sind sie auf der Schnittfläche dem blossen oder bewaffneten Auge sichtbar, dafern der Schnitt nahe am Vegetationspunkte geführt wurde. Wirkt diese intensivste Beleuchtung in gewohnter Weise verzögernd und hemmend auf das Ausdehnungsstreben oder die Dehnbarkeit der von ihr getroffenen Gewebe, so wird die Seite des Organs, innerhalb deren jener Gewebstreif belegen ist — also die vom Licht abgewendete Längshälfte, concav werden. — Die meisten bis jetzt bekannten Thatsachen stehen mit dieser Auffassung im Einklange nur eine im Widerspruch: die Blüthenstiele von Linaria Cymbalaria sind positiv heliotropisch; nach dem Verblühen zeigen sie, als Fruchtstiele, negativen Heliotropismus, ohne dass ein merklicher Unterschied der Diaphaneität oder der Spannung der Gewebe einträte.

Die zweite Classe negativ heliotropischer Krümmungen hat eine ungleich grössere Verbreitung. Eine Fläche oder Kante des krümmungsfähigen Organs ist von einem Gewebe gebildet, welches bei dem Empfange einer Beleuchtung von bestimmter Intensität sich stärker ausdehnt, stärker wächst, als alle übrigen Gewebe des Organs. Diese Seite oder Kante wird convex, die entgegengesetzte wird soweit eingekrümmt, als möglich, und wenn ein benachbarter fester Körper dem ein Hinderniss in den Weg stellt, an diesen fest angedrückt. Dabei ist

1) Vergl. v. Mohl in Bot. Zeit. 1853, Tf. 11. 2) Sachs mündlich.

3) Die Veröffentlichung der einschlägigen im Winter 1865/66 in Heidelberg begonnenen Arbeit behält der Verf. der Zukunft vor.

es zunächst gleichgültig, von welcher Seite her die Beleuchtung das Organ trifft. Auch wenn sie zuvörderst auf die mindest ausdehnungsfähige Fläche fällt, und erst nach Durchleuchtung des Gewebes derselben die im höchsten Grade expansiven Zellwände erreicht, erfolgt die convexe Krümmung der begünstigten Seite. Doch expandiren die Zellen dieser auf die Dauer sich um so beträchtlicher, je mehr deren Fläche der zum einfallenden Lichtstrahl verticalen Stellung sich nähert. In Folge dieses Verhältnisses wird die begünstigte Kante oder Fläche mehr und mehr rechtwinklig zur Richtung der intensivsten Beleuchtung gestellt; bei ursprünglich zu ihr parallelem Auftreten der Lichtstrahlen das Organ um eine halbe Wendung gegen diese gedreht. — Sinkt die Intensität der Beleuchtung unter das specifisch sehr verschiedene, minimale Maass, so zeigen die betreffenden Organe positiven Heliotropismus.

Diese Form des negativen Heliotropismus tritt am reinsten an jungen Prothallien von Polypodiaceen hervor. Diese Prothallien richten, bei intensiverer einseitiger Beleuchtung, ihre wachsenden Vorderenden stets nach der Richtung geringster Beleuchtung, der Unterlage sich dicht anschmiegend[1]). Diese Eigenschaft erlangen sie schon in frühester Jugend, von dem Zeitpunkte an, zu welchem das Vorderende der aus der Innenmembran der Sporen zunächst sich entwickelnden einfachen Zellenreihen in die Breite zu wachsen, zu einer Zellenfläche sich umzuwandeln beginnt[2]). Zu diesem Zeitpunkte besteht das Prothallium noch aus einer einfachen Zellschicht. Die Zunahme der Ausdehnung seiner, zur oberen werdenden Fläche kann somit nur in einer gesteigerten Expansion (Wachsthum) der Zellmembranen derselben ihren Grund haben. Ist die Beleuchtung seitlich, sehr schräge, so bleiben die Prothallien zu ihr rechtwinklig aufgerichtet, von der Lichtquelle hinweg geneigt. Kehrt man diese untere Fläche dem Lichte zu, so wird im oberen Theile der Prothallien die Incurvation in die entgegengesetzte übergeführt; der Vorderrand der Zellenfläche kippt über, und es wird die obere zuvor beleuchtete Seite desselben aufs Neue den Lichtstrahlen so dargeboten, dass sie senkrecht auf dieselbe treffen. Bei intensiver und steilerer Beleuchtung drücken sich die Prothallien dicht an ihr Substrat, den Vorderrand nach der Seite geringster Beleuchtung wendend. Gegen minder intensives Licht (etwa von der Helligkeit, dass das Lesen kleineren Druckes beschwerlich zu werden anfängt) krümmen sich die Prothallien der darauf beobachteten Polypodiaceen positiv. Die Prothallien von Osmunda regalis, die in intensiverem Lichte sich denen von Polypodiaceen ähnlich verhalten, sind auch gegen intensiveres durch ein Nordfenster von einem etwa 25° vom Zenith aus breiten Himmelstreifen her einfallendes Licht positiv gekrümmt. Die Sprossen von Marchantieen verhalten sich solchen Prothallien in der Hauptsache gleich; nur dass ihre Organisation eine weit complicirtere ist. Die verschiedensten Marchantieen zeigen hierin wesentlich übereinstimmende Verhältnisse: das bequemste Versuchsobject ist Fegatella conica. Bringt man Pflanzen derselben zu Winters Ausgang in geheizte Räume, so entwickeln sich die in der vorjährigen Vegetationsperiode angelegten Sprossen mit reissender Schnelligkeit. Aus den Einkerbungen der Vorderränder der alten, bandförmigen Stängel treten die neuen zusammengesetzten Sprossungen[3]) als fleischige Massen aus zunächst gleichartigem Gewebe von isodiametrischen, weiterhin stark in die Länge sich streckenden Zellen hervor. Entwickeln sie sich in völliger Dunkelheit, so bleiben diese Sprossungen schmal, auf dem Querdurchschnitt nahezu halbkreisförmig, in der oberen (die Oberseite der alten Sprossen fortsetzenden) Fläche etwas zusammengefaltet, bleich, und richten sich senkrecht empor. Bei schwacher seitlicher Beleuchtung — so schwach, dass sie keine oder nur geringe Chlorophyll-

1) Wigand, Botan. Unters. Brschwg. 1854, p. 35.

2) Vergl. Kaulfuss, Wesen der Farrnkräuter, fig. 15—19 der Tafel; Leszyc-Suminski, Entw. der Farrn, Tf. 1.

3) Zusammengesetzt aus einem Mitteltriebe und zwei Seitentrieben: vergl. Hofmeister vergl. Unters., p. 48.

bildung hervorruft — neigen sie sich stark gegen die Lichtquelle. Ist die Beleuchtung intensiver, so regt sie in dem Gewebe der Oberseite diejenigen Wachsthumsvorgänge an, vermöge deren gewaltige Flächenzunahme dieser Seite, die Bildung von Luftlücken unter, von Stomaten in der Epidermis dieser Seite, das Hineinsprossen von Ketten chlorophyllführender Zellen vom Boden jener Höhlungen aus zu Stande kommen[1]). Diese Flächenzunahme erfolgt ganz vorwiegend in transversaler Richtung. Sie erstreckt sich auch in die tiefer gelegenen Gewebe der Sprossen, ist hier aber minder beträchtlich. Die Oberseite wächst am stärksten, wird concav; ist sie dem Lichte genau abgewendet, so kippt sie den Vorderrand des Sprosses über; trifft das Licht den Seitenrand des Sprosses, so bewirkt die Dehnung der Gewebe seiner Oberseite eine Torsion. In allen Fällen stellt sich die Oberseite perpendiculär zu den Lichtstrahlen grösster Intensität. Die Marchantieen schattigerer Standorte (Marchantia, Fegatella) vollziehen den negativen Heliotropismus bei minder intensiver Beleuchtung, als die sonniger Wohnplätze (Reboullia, Grimaldia). Mit den letzteren stimmen Riccia glauca und Bischoffii überein. Alle diese krümmen sich noch positiv bei einer Beleuchtung, welche bei Fegatella schon negative Beugung hervorruft. — Die laubigen Jungermannieen, wie Pellia, Aneura verhalten sich den Marchantieen ähnlich, nur dass die Differenz der Organisation der oberen und unteren Flächen minder beträchtlich, bei der in der Hauptbreite der platten Stängel aus einer einzigen Zellschicht bestehenden Metzgeria sogar verschwindend gering ist. Durch das innige Anschmiegen an das Substrat (Baumrinde) nähert sich Metzgeria den mit dem vollkommensten negativen Heliotropismus ausgerüsteten beblätterten Jungermannieen: Frullania dilatata und Radula complanata, von denen namentlich die erstere ihre jungen Auszweigungssysteme glatter Buchenrinde so dicht anpresst, dass sie aussehen wie darauf gemalt. Die untre, vom Licht in Bezug auf Flächenausdehnung minder geförderte Seite ist auch hier eine ganz bestimmte: diejenige, welcher die kleineren Abschnitte der zweilappigen, in der Mittellinie zusammengefalteten Blätter zugewendet sind. Nie wird während der Entwickelung der Pflanze, möge sie sich noch so weit ausbreiten und verzweigen, diese Richtung gewechselt. An allen, sämmtlich in einer Ebene liegenden Verzweigungen liegen die oberen Hälften der Blätter an der beleuchteten Seite. Das Gleiche gilt auch von den übrigen baum- und den erdbewohnenden beblätterten Jungermannieen, die sämmtlich ebenfalls negativ heliotropisch sind, endlich auch von den Selaginellen mit vierzeilig stehenden, grösseren unteren und kleineren oberen Blättern, wie Selaginella hortorum, caesia u. s. w. — Bei der Zimmercultur haben sich alle darauf beobachteten Jungermannieen bei sehr gemilderter Beleuchtung positiv heliotropisch gezeigt.

Besonders auffällig tritt negativer Heliotropismus an Blättern und Stängeln vieler Laubmoose hervor. Er richtet die schräg dreizeilig stehenden Auszweigungen in eine einzige, zur Richtung der stärksten Beleuchtung senkrechte Ebene bei vielen Hypneen (Hypnum splendens, Neckera z. B.), er richtet die schief dreizeilig gestellten Blätter kammförmig bei Hookeria lucens, Neckera complanata u. A., er führt dreizeilige Blattstellung vollständig in zweizeilige über bei Schistostega, Fissidens (S. 140). Auch in allen diesen Fällen bleibt die einmal zur oberen gewordene Seite dauernd die obere.

In grösster Ausdehnung tritt endlich die nämliche Erscheinung bei der Entfaltung der Blätter von Gefässpflanzen hervor, deren Flächen klein, deren Oberseiten häufig zusammengefaltet oder eingerollt bleiben, wenn Knospen in der Dunkelheit sich entwickeln; die aber in ihrer ganzen Fläche, meist am stärksten auf der oberen Seite (Ausnahmen in umgekehrter Richtung bieten z. B. die in der Knospe rückwärts eingerollten von Primula chinensis) an Ausdehnung rapid zunehmen, wenn sie von genügend intensiver Beleuchtung getroffen werden.

Prädisposition bestimmter Theile eines Organs zu activem oder passivem Heliotropismus wurde bisher nur an chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen beobachtet. Diese Erscheinung dürfte von Bedeutung sein. — Es lag nahe, die Ursache der Zunahme der Flächenausdehnung bei Beleuchtung an zum negativen Heliotropis-

1) Vergl. Mirbel in Mém. acad. Sc. Paris 13, p. 339; Hofmeister vergl. Unters., p. 53.

mus prädisponirten Geweben in der Wärme zu suchen, welche das Sonnenlicht strahlend begleitet oder zu der innerhalb des beleuchteten Gewebes Licht sich umsetzt. Das Experiment hat diese Vermuthung entschieden verneint. Versuche, die ich in verschiedener Art anstellte, und bei denen ich auf im Dunkeln sich entwickelnde Sprossen von Fegatella conica intensive dunkele Wärmestrahlen dauernd einwirken liess, hatten gar keinen Erfolg. Die Sprossen wurden von der strahlenden Wärme in keiner Weise afficirt.

Wie alle auf Gewebespannung beruhenden Bewegungserscheinungen an Pflanzen treten auch die des negativen Heliotropismus um so intensiver ein, unter je günstigeren Vegetationsbedingungen die Pflanze sich befindet, je höher namentlich innerhalb der der Pflanze zuträglichen Temperaturgränze die Wärme steigt. Bei niedriger Temperatur sind viele der heliotropischen Organe gegen Lichteinfluss sehr unempfindlich; dies gilt vor Allem von den zu positivem oder negativem Heliotropismus prädisponirten.

Der schroffe Gegensatz, in welchem die Krümmung gegen das Licht solcher Pflanzentheile, die in bestimmten Geweben zu positivem oder negativem Heliotropismus prädisponirt sind, gegen den gemeinen Heliotropismus auf den ersten Blick zu zeigen scheint, wird vermittelt durch die Erfahrung, dass wenigstens in einigen sicheren Fällen diese Prädisposition durch den Einfluss des Lichtes erst hervorgerufen wird. Organe, welche weiterhin an sich selbst entschiedenste Prädisposition zum Heliotropismus einer ihrer Hälften zeigen, und welche später entwickelten ihnen homologen Organe vermöge dieses ihres Heliotropismus in Stellungsverhältnisse zu der Beleuchtung versetzen, die in diesen gleichartige Differenzirungen hervorrufen, verhalten sich ursprünglich gegen den Lichteinfluss an allen, oder (bei platter Form) an zwei einander gegenüberliegenden Flächen ganz in der nämlichen Weise. Eine kurze Frist andauernde bevorzugte Beleuchtung einer gegebenen Fläche des jugendlichen Organs aber versetzt diese in den Zustand der gesteigerten Empfindlichkeit gegen den Einfluss des Lichts. Ob die eine oder die andere Fläche des Organs der intensiven Beleuchtung zugewendet wird, hängt von Zufälligkeiten ab. Hat aber einmal die stärkere Beleuchtung dieser Fläche ihre Wirkung geübt, so bestimmt die dadurch herbeigeführte Entwickelungsrichtung des Pflanzentheils auch diejenige aller an und aus ihm sich entwickelnden ähnlich beschaffenen Organe.

Seit längerer Zeit ist ein derartiger Fall bekannt: die Beeinflussung der Entwickelungsweise der Brutknospen der Marchantia polymorpha durch die Beleuchtung. Diese Brutknospen entstehen aus Wachsthum und Zellvermehrung der Endigungen haarähnlicher, in eigenartig gestalteten Behältern auf der Oberseite der flachen Stängel sich entwickelnder Sprossungen[1] in der Richtung transversal zur Längsachse der Sprossen[2]), sind platte, kuchenförmige Körper aus in der Mitte zwei, am Rande einer Zellschicht bestehend, mit zwei tiefen Einbuchtungen der Seitenwände, in deren Grunde die Vegetationspunkte zweier, in Bezug auf die Achse der Brutknospe seitlicher Achsen stehen. Beide Flächen der Brutknospen sind einander völlig gleichartig. Um zu entscheiden, ob von vorn herein eine der beiden Flächen dieser Brutknospen zur Entwickelung der Luftkammern enthaltenden Oberseite des Sprosses, die andere zu der, Wurzelhaare hervorbringenden Unterseite des Sprosses prädisponirt sei, legte Mirbel[3] mehrere Hundert von Brutknospen mit einer der Flächen auf feuchten Sand: stets bewurzelte sich die untere, stets entwickelte die obere Luftlücken und Stomata. Schon hieraus geht her-

1) Mirbel in Mém. Ac. sc. Paris 13, p. 349. 2) Hofmeister, vergl. Unters., p. 50.
3) a. a. O. p. 358.

vor, dass beide Flächen ursprünglich gleichwerthig sind, und nur durch die bei der Aussaat zufällig empfangene Lage in ihren späteren Functionen bestimmt werden. Zur Beantwortung der Frage, wie bald diese Beeinflussung sich definitiv geltend machte, säete Mirbel eine grössere Zahl von Brutknospen platt auf feuchten Sand, und wandte sie nach 24 Stunden sämmtlich um. Die Frist von 24 Stunden hatte genügt, den Entwickelungsmodus beider Flächen zu bestimmen. Die ursprünglich untere hatte sich reichlich bewurzelt; die Haarwurzeln wuchsen nach der Umkehrung weiter, senkten sich im Bogen abwärts und drangen in den feuchten Sand. Gleichzeitig entwickelte auch die bisher wurzellose, jetzt nach unten gewendete Fläche in noch reichlicherem Maasse Haarwurzeln. Die seitlichen Sprossen der Brutknospe wuchsen in die Länge, erhoben sich von Boden, kippten nach einigen Tagen ihre Vorderränder über, und boten dadurch die am ersten Tage nicht bewurzelte Fläche der intensivsten Beleuchtung dar. Diese Fläche erhielt dann bald Luftkammern und Stomata; die entgegengesetzte entwickelte fort und fort Wurzelhaare in Menge [1]. — Dass die Lichteinwirkung, und nicht der Contact mit dem feuchten Boden, das die Prädisposition der oberen Stängelfläche zum negativen Heliotropismus bestimmende Agens ist, ergiebt sich daraus, dass diese prädisponirte Fläche 24 Stunden nach der Aussaat umgedrehter Brutknospen in ihren älteren Theilen durch die Berührung mit nassem Sand noch zur Bewurzelung angeregt werden, während andre, jüngere Theile derselben Flächen sich bereits negativ heliotropisch krümmen. Aehnliche Vorgänge kommen bei der Keimung von Gefässkryptogamen und Muscineen mehrfach vor. Die Blätter an den ersten beiden Gabelzweigen der Embryonen von Selaginella hortorum werden innerhalb des Prothallium in gleicher Grösse angelegt. Erst wenn, nach dem Hervorbrechen aus dem Prothallium, nach der Entfaltung der beiden opponirten Blätter der ersten beblätterten Achse der Keimpflanze diese Blattanlagen in Folge beginnender Längsentwickelung der sie tragenden Achsen dem Lichte sich darbieten, wird die Entwickelung der der Lichtquelle abgewendeten Reihen von Blättern gefördert, die der ihm zugewendeten minder begünstigt, und gleichzeitig tritt die gegen das Licht convexe Krümmung der Seite der Stängel ein, an welcher die Längsreihen kleinerer Blätter stehen. Auch an den Sprossen erwachsener Pflanzen sind die jüngsten Blattrudimente zunächst von gleicher Grösse [2]. — Die Prothallien der Farrnkräuter werden bei der Verbreiterung der Enden der einfachen Zellreihen, die bei der Sporenkeimung zunächst sich bilden, zu Zellenflächen nur durch den Lichteinfluss in Bezug auf die Richtung dieser Verbreiterung bestimmt. Hat aber die Anlegung der Zellenfläche einmal begonnen, so ist die obere Seite derselben dauernd die zum negativen Heliotropismus prädisponirte. Das Verhältniss ist somit ganz das Nämliche, wie bei der Entwickelung der Brutknospen von Marchantia polymorpha. Das Gleiche gilt von der Keimung aller darauf untersuchten Marchantieen und Riccieen, und derjenigen der laubigen und beblätterten Jungermannieen. Alle die Keimung beginnenden Sporen von Pellia epiphylla z. B. wachsen zuerst transversal, und parallel in dunklen Unterlagen, und theilen ihre mittleren Zellen zunächst durch auf der Ebene der Unterlage senkrechte Wände, die Neigung der Unterlage gegen den Horizont sei welche sie wolle. — Keimende Sporen von Fegatella conica, Frullania dilatata entwickeln zunächst einen kugeligen Zellenkörper, an dessen einer Extremität die Bildung des ersten beblätterten Sprosses eintritt. Die beblätterte Fläche desselben bei Fegatella, die Unterblätter tragende Seite desselben bei Frullania ist constant der Unterlage zu-, der intensivsten Beleuchtung abgewendet, möge das Licht die Pflanzen von oben, von der Seite, oder schräg von unten treffen u. s. w.

Auf die Hervorrufung derselben Prädisposition innerhalb bestimmter Flächen der Blätter von Gefässpflanzen können derartige Erwägungen keine Anwendung finden. Auch Blätter, welche in tiefster Finsterniss angelegt wurden (diejenigen unterirdischen Achsenorgane, die tief unter dem Boden sich bildeten) zeigen bei der Entfaltung am Lichte den negativen Heliotropismus der Oberseite ganz ebenso, wie Blätter die unter vom Tageslichte durchleuchteten Hüllen (Knospendecken) oder

1) Mirbel a. a. O. p. 354—356. 2) Hofmeister, vergl. Unters., Tf. 23, f. 8b.

frei in der Luft ausgebildet wurden. Hier ist, wie in so vielen andern Fällen, der Erklärungsversuch genöthigt, zu Darwin's scharfsinniger Hypothese des Fest- und Erblichwerdens von solchen, zunächst zufällig eingetretenen Entwickelungsvorgängen zu greifen, welche für das Gedeihen der Pflanze als förderlich, als zweckmässig sich erwiesen.

Licht, welches anderen Quellen entstammt, als der Sonne, äussert auf des Heliotropismus fähige Pflanzentheile eine ähnliche Einwirkung, wie das Sonnenlicht. Keimende Roggenpflanzen krümmen sich concav gegen die Lichtstrahlen, die von einem Paar durch den elektrischen Strom weissglühend gemachten Kohlenspitzen ausgehen [1]). Junge Pflanzen von Lepidium sativum beugen sich gegen die Strahlen einer Kerasinlampe hin [2]).

Die verschiedenen Theile des Sonnenspectrum sind bei den heliotropischen Krümmungen sehr ungleich betheiligt. Alle Beobachtungen stimmen darin überein, dass die positive heliotropische Krümmung von den brechbarsten Strahlen des Spectrum am stärksten angeregt wird; von denjenigen Strahlen, welche vorzugsweise chemische Wirkungen üben [3]). Die genauesten Versuche über diesen Gegenstand sind die von Guillemin angestellten [4]). Er fand, dass alle Strahlen des Spectrum heliotropisch positive Krümmungen hervorrufen, aber in sehr ungleichem Grade. Es bestehen zwei Maxima dieser Krümmungserregung im Spectrum: das eine liegt zwischen den Linien *H* und *J*, im Ultraviolett, das zweite minder ausgeprägte zwischen *E* und *b*, mitten im Grün. Das Minimum der Incurvation liegt in der Nähe der Linie *F*, im Blau. — Die meisten Versuche über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Pflanzen wurden nicht mit Hülfe des Spectrum, sondern mit durch farbiges Glas oder farbige Flüssigkeitsschichten gegangenen Lichte angestellt, dessen Beschaffenheit in den neueren derartigen Experimenten durch das Spectroskop geprüft wurde [5]). Monochromatisches Licht ist auf solchem Wege nicht zu erhalten, wohl aber oligochromatisches. Sachs brachte seine Versuchspflanzen in ein Licht, welches eine etwa 1 Cm. dicke Schicht einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali, oder von Kupferoxydammoniak passirt hatte. Das erstere Licht enthält nur rothe, gelbe und einen Theil der grünen Strahlen, das zweite nur violete, blaue und einen Theil der grünen. Das durch Lösung doppeltchromsauren Kali's gegangene Licht wirkt nicht auf photographisches Papier. In diesem Lichte beobachtete Sachs gar keine positive Lichtkrümmung seiner Versuchspflanzen; in dem durch Kupferoxydammoniak gegangenen eine sehr intensive, obwohl dieses Licht weit minder intensiv war, als jenes. — Es bestehen in Beziehung der Empfindlichkeit der positiven Lichtbeugung fähiger Organe gegen ein Licht, welches das salpetersaure Silberoxyd nicht mehr reducirt, grosse specifische Differenzen. Bei meinen Wiederholungen von Sachs' Versuchen wuchsen Lepidium sativum, Sinapis alba, Lupinus albus unter einer Schicht einer Lösung von chromsaurem Kali steif aufrecht; Erysimum Perofskianum dagegen krümmte sich in dem nämlichen Apparate gleichzeitig energisch gegen das Licht.

Heliotropisch prädisponirte Organe verhalten sich zu den differenten Strah-

1) Hervé-Mangon, Compt. r. 1861, 1, p. 243.
2) Famintzin in Mém. Ac. St. Petersb. 8, 1865, p. 14 der Abhandl.
3) Literatur bei Sachs in Bot. Zeit. 1864, p. 353.
4) Guillemin in Ann. sc. nat. 4. Sér. 7, p. 154.
5) So namentlich in den ausgedehnten Versuchen von Sachs, a. a. O. p. 361.

len des Spectrum verschieden von den allseitig gleichmässig heliotropischen Organen. Die allseitig negativ heliotropischen Wurzeln von Chlorophytum Gayanum wenden sich in blauviolettem Lichte ebenso energisch vom Lichte hinweg, als im Tageslichte; gegen rothes, nahezu monochromatisch rothes Licht sind sie indifferent, scheinen sich eher dem Lichte zuzuwenden. Im roth-orange-gelb-grünen Lichte wachsen sie gerade abwärts. Austreibende Sprossen von Fegatella conica verhalten sich umgekehrt, dafern die Intensität der Beleuchtung hinreichend war, die Verbreitung der Oberseite der Sprossen einzuleiten[1]).

36[b]. **Beeinflussung der Spannung von Zellmembranen ausschliesslich durch Temperaturschwankungen.**

Es giebt Gewebe, welche in ihrer Spannung ganz vorzugsweise von der Temperatur beeinflusst werden. Auf diesem Verhältniss beruht das sich Oeffnen und Schliessen vieler Blüthen. Die Blumen von Tulipa Gesneriana öffnen sich bei Erwärmung, schliessen sich bei Abkühlung, indem eine Gewebmasse der Oberseite der Perigonialblätter, von geringem Umfange, dicht über der Einfügungsstelle dieser Blätter in der Blüthenachse belegen, bei wachsender Temperatur sich ausdehnt, bei sinkender ihre Ausdehnung vermindert. Temperaturschwankungen von 4° C. genügen, den Vorgang hervorzurufen. Er findet in hellem Tageslichte, wie in tiefer Dunkelheit statt; in atmosphärischer Luft ebenso gut, wie in Wasser. Wird das Gewebe mit Wasser völlig durchtränkt, wird die in den Intercellularräumen des Parenchyms enthaltene Luft durch Wasser verjagt, so erlischt die Empfindlichkeit dieses Gewebes für Temperaturänderungen. — Die Involucralblätter und Randblüthen der Inflorescenzen von Taraxacum officinale und anderer Cichoriaceen verhalten sich analog; bei Temperaturerhöhung springend, bei Abkühlung zusammenneigend, unabhängig von Beleuchtung und Verdunstung[2]).

§ 37.

Vorübergehende Verminderung der Spannung von Zellmembranen, in Folge äusserer Einwirkungen; Reizbarkeit.

Dieselben Einflüsse, welche bei sehr intensiver Einwirkung die Spannung der Zellmembranen dauernd vernichten, rufen nur eine vorübergehende Verringerung des Ausdehnungsstrebens expansiver Membranschichten und Membranen hervor; dafern die Intensität der Einwirkung ein bestimmtes, für verschiedene Pflanzen und Organe specifisch verschiedenes Maass nicht übersteigt. Es bewirken solche Einflüsse eine Verminderung der Fähigkeit der Membranen der Schwell-

1) v. Wolkoff, nach im heidelberger botanischen Laboratorium 1865/1866 ausgeführten Untersuchungen. Diese Thatsachen sind eine kräftige Stütze der S. 293 mitgetheilten Hypothese: die Brennstreifen des rothen, des aus Roth, Gelb und Grün gemischten, und des blauvioletten Lichtes fallen in verschiedene Tiefen der Wurzeln des Chlorophytum. v. Wolkoff führt aus, dass der Brennstreif des rothen Lichts über die der Lichtquelle abgewendete Kante des in grösster passiver Spannung befindlichen Hohlcylinders aus Gefässbündeln weit hinaus fallen könne, der des gemischten zum grossen Theile, der des blauvioletten gänzlich in denselben hinein. Im ersteren Falle würde derselbe gar nicht, im zweiten bis zur Verhinderung des Eintritts eines positiven Heliotropismus, im dritten sehr beträchtlich afficirt werden.

2) Hofmeister in Flora 1862, p. 516.

Unterlage. Die Verbindung der Anschwellung mit dem sie berührenden Körper wird eine noch innigere dadurch, dass die Zellen ihrer Unterseite zu Papillen sich entwickeln, welche den Unebenheiten der Unterlage sich dicht anschmiegen, und einen in warmen ätherischen Oelen löslichen Kitt aussondern. Kleine über die Unterlage hervorragende Theilchen derselben (z. B. dünne Splitter eines Brets) werden von den Anschwellungen vollständig umwachsen und eingeschlossen. Gelegentlich, doch nicht häufig, bilden sich derartige Anschwellungen auch an weiter rückwärts von den Endigungen gelegenen Theilen von Ranken, welche mit festen Gegenständen in dauernde Berührung traten[1]). Die Enden der Ranken (modificirter Endtheile zusammengesetzter Blätter) von Bignonia capreolata verhalten sich ähnlich[2]). — In diesen besonderen Fällen von Reizung ist die Expansion des Schwellgewebes der von dem Reize nicht getroffenen Hälfte des Organs eine andauernde, und die Zunahme der Grösse seiner Zellen ist von Vermehrung derselben gefolgt. Es war nicht unwahrscheinlich, dass eine Prädisposition der äusseren Gewebschichten der Anschwellungen zu negativem Heliotropismus mitwirke; eine Vermuthung, welche durch das oben erwähnte Ergebniss der Untersuchung des Verhaltens derselben in völliger Dunkelheit indessen völlig widerlegt wird.

Es besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen der Reizung auch der empfindlichsten Ranken durch vorübergehende Reize, und derjenigen der Blattkissen von Mimosa oder der Staubfäden von Berberis. Für jene müssen die Reize eine gewisse Zeitlänge andauern, um einen Einfluss auszuüben; für diese genügt eine unmessbar kurze Dauer des Reizes. Dafür krümmen sich empfindliche Ranken bei längerer Einwirkung von äusserst geringer Berührung oder Belastung, die auf die empfindlichste Mimose gar keine Wirkung äussert. Richtet man den feinen Wasserstrahl einer kleinen Spritze auf die Blättchen einer Mimosa pudica, so bringt das Auftreffen der ersten, wenn auch sanft auffallenden Tropfen die Blättchen zur Zusammenlegung. Besprützt man mit aller Kraft die krümmungsfähigen Ranken von Passiflora gracilis, so dass sie energisch zur Seite geschleudert werden, so rollen sie sich doch nicht im geringsten ein. Umgekehrt bleibt die Belastung eines Mimosablattes mit dem zum Knäuel geballten Baumwollenfaden, der über die Ranke jener Passiflora gelegt ihre Einrollung veranlasste, ohne alle Wirkung auf die Richtung des Blatts und der Blättchen der Sinnpflanze[3]). — Die Ranken vieler rankender Gewächse sind für die Erreichung fester Stützen dadurch begünstigt, dass sie eine auf wechselnder relativer Verlängerung einer Kante beruhende Nutation vollziehen (§ 38), dass sie in verschiedenen Zeitabschnitten nach verschiedenen Richtungen des Compasses sich überkrümmen, und so mit ihren überhangenden Enden einen grossen Raum durchschweifen. Diese Nutation ist häufig noch von ähnlicher Nutation der die Ranken tragenden Internodien begleitet. So bei Pisum sativum[4]), Clematis viticella, Tropaeolum tricolorum, Echinocystis lobata, Passiflora gracilis[5]). Die Bewegung ist in ihrer Richtung stetig, Internodien und Rankenenden beschreiben fortlaufende Curven in den meisten (namentlich den bisher genannten) Fällen; die Richtung setzt gelegentlich um nur bei einigen Bignonien (B. unguis, speciosa[6]). — Die jüngeren Inter-

1) v. Mohl a. a. O. p. 70 (wo auch die ältere Literatur — Malpighi, Guettard — citirt ist), Darwin a. a. O. p. 84. 2) Darwin a. a. O. p. 56.

3) Darwin a. a. O. p. 90. 4) Dutrochet, Compt. r. 17, 1843, p. 989.

5) Darwin a. a. O. p. 30, 35, 74, 89. 6) Derselbe a. a. O. p. 52.

versal, während sie zuvor, durch die longitudinal wirkende Expansion der Membranen des inneren Gewebes, der Länge nach gedehnt waren. So muss sich der Cylinder zugleich verkürzen und verdicken. — Die äusseren Einwirkungen, auf welche hin diese Erscheinungen zu Stande kamen, sind wesentlich die nämlichen, welche die Volumenverminderungen, die Verringerungen der Fähigkeit zur Wasseraufnahme des lebenden Protoplasma hervorrufen: mechanische Erschütterung, elektrische Entladungen, plötzliche Aenderung der Temperatur, der chemischen Beschaffenheit des die Zellen berührenden Medium (wie Aenderung der Concentration des die Zellen benetzenden Wassers, oder Aenderung des Wassergehalts der sie umgebenden atmosphärischen Luft oder Ersetzung dieser Luft durch eine andere Gasart oder ein anderes Gasgemenge), der Eintritt bestimmter Temperaturextreme. Mit der Art der Wirkung dieser Einflüsse auf das lebende Protoplasma stimmt diejenige auf lebende Zellmembranen auch darin überein, dass sie eine vorübergehende ist, wenn die Einwirkung das bestimmte Maass einhält. Es stellt sich, während ihrer Fortdauer oder nach ihrem Aufhören, der frühere Zustand der expansiven Membran wieder her. Die Beeinflussung des Ausdehnungsstrebens der expansiven Membran wirkt somit als Reiz. Die mässige, den Turgor der Zellhaut nicht vernichtende Einwirkung jener Agentien übt auf die Zellmembranen der meisten Gewächse einen nur geringen Effect. Die durch sie hervorgerufenen Aenderungen des Spannungszustandes, welche von der Lebensthätigkeit der Pflanze wieder ausgeglichen werden können, sind nicht sehr beträchtlich; die darauf folgenden Richtungsänderungen oft wenig in die Augen fallend; das Maass der Intensität des Reizes, dessen es bedarf, um auch nur diese geringe Wirkung hervorzurufen, ist meist ein ziemlich hohes. Aber die Empfindlichkeit der Zellmembranen gegen solche Reize ist eine im Pflanzenreiche allgemein verbreitete Erscheinung. Bei einer Minderzahl von Gewächsen ist die Wirkung der Reize auf die Membranen bestimmter Zellen oder Zellengruppen augenfälliger, die durch sie hervorgerufenen Aenderungen des Volumens und der Spannung expansiver Membranen sehr beträchtlich: solche Gewächse werden reizbare oder sensitive genannt.

Es ist eine allgemeine Erscheinung, dass saftreiche Theile von Gefässpflanzen, innerhalb deren Spannung der Gewebe besteht, nach heftiger mechanischer Erschütterung ihre Richtung ändern. Schüttelt man einen jungen geraden Spross z. B. einer Weinrebe, eines Hollunders, einer Robinie kräftig mit der Hand, so zeigt er nach dem Aufhören der Erschütterung eine starke Krümmung, die erst nach längerer Zeit sich ausgleicht. Starke Zerrung eines Sprosses an beiden Enden hat häufig ähnliche Wirkung. Ein ebenso behandeltes lebhaft vegetirendes Blatt (des Rebstocks z. B.) wölbt seine untere Fläche convex. Diese Krümmungen beruhen nicht allein auf örtlicher Erschlaffung des Gewebes, das durch die Last von ihm getragener Theile abwärts gezogen würde. Denn es geht die Beugung nicht in die entgegengesetzte über, wenn man den gekrümmten Spross mit der convexen Kante nach unten wendet. Sie gleicht sich sogar nicht vollständig aus, dafern die Pflanze nicht überhaupt welk war. Häufig erfolgt sie dem Zug der Schwere entgegen; der Stiel eines seitlichen Blüthenkopfs von Echinops z. B. krümmt sich nicht selten gegen den Erdboden convex. Die so gekrümmten Pflanzentheile haben sich nach allen Dimensionen vergrössert; alle Kanten sind länger geworden, auch die concaven, und der Umfang hat zugenommen. Zu-

gleich sind sie minder straff, als vorher, ihr Turgor hat sich etwas vermindert. Eine auf ihn wirkende Last, bei Sprossen z. B. das Gewicht des an der Krümmung nicht betheiligten Endstückes, beugt den Spross stärker nach abwärts, als dies zuvor, vor der Erschütterung geschah. Hieraus geht zunächst hervor, dass vermehrte Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe an dem Vorgange einen wesentlichen Antheil hat. Durch das Hin- und Herschleudern bei der Erschütterung wie durch die Zerrung sind alle Theile des Organs in die Länge gedehnt worden. Hört die Ursache der gewaltsamen Dehnung auf, so werden die Widerstand leistenden Zellwände vermöge ihrer Elasticität sich bestreben, auf ihre früheren Dimensionen zurückzukehren. Aber die Nachwirkung der erlittenen Dehnung hat ihre Elasticität etwas gemindert. Sie sind dehnbarer geworden; sie folgen mehr als vorher der Expansion der Schwellgewebe. Der Pflanzentheil wird länger und dicker, sein Turgor nimmt ab. War die Dehnung einseitig stärker — ein Fall, der bei Schütteln durch Zufall fast immer eintreten wird — so wird auch die Steigerung der Dehnbarkeit einseitig gemehrt; und an dieser Seite wird der Spross convex werden. Aber diese Verhältnisse sind es nicht allein, welche die Erscheinung bestimmen. Denn an geeigneten Objecten bewirkt eine Beugung bestimmten Maasses eine Krümmung des Organs, welche grösser ist, als die gewaltsame Beugung. Wenn neben einer Uhr mit schnell schwingendem Pendel ein dünner gerader Spross (von Clematis glauca z. B.) senkrecht so aufgestellt wird, dass jeder zweite Ausschlag des Pendels den Spross nahe an dem einen Ende trifft und etwas zur Seite beugt, so krümmt sich nach einiger Zeit der Spross so stark, dass er vom Pendel nicht mehr erreicht wird[1]). Da es unmöglich ist, dass eine gewaltsame Dehnung eines elastischen Körpers eine Nachwirkung hervorbringe, welche ihr eigenes Maass übersteigt, so kann jene, die gewaltsame Beugung übersteigende Krümmung nur darin ihren Grund haben, dass die Compression, welche die Schwellgewebe der bei der Beugung concav werdenden Stängelhälfte erleiden, ihr Ausdehnungsstreben beeinträchtigt. Es treten ferner sehr häufig Krümmungen von Sprossen und Blättern ein, denen ähnlich, welche auf Erschütterung erfolgen, wenn die Expansion der Schwellgewebe überhaupt dadurch gesteigert wird, dass die unverletzten Pflanzentheile in Wasser gelegt werden. So rollen z. B. die Blätter flachblätteriger Arten von Allium sich ein, oder sie vermehren Maass und Zahl ihrer Torsionen, wenn sie halbstundenlang oder länger in Wasser sich befinden. Junge Sprossen von Vitis, Salix, Inflorescenzzweige von Scabiosen krümmen sich unter gleichen Umständen sprenkelförmig. Blätter von Pelargonium zonale wölben die Unterseite stark convex u. s. w. Daraus geht hervor, dass unter Umständen bestimmte Parthieen eines und desselben Schwellgewebes eine grössere Affinität zum Wasser besitzen, als andere: eine Differenz der Affinität, die zwar nicht dazu hinreicht, dass bei dem unter normalen Verhältnissen gegebenen Wassergehalt des Organs die mit höherer Capacität für Wasser begabten Gewebsparthieen den anderen Wasser entziehen, um vermittelst dessen Aufnahme sich stärker zu expandiren, die aber bei reichlicherer Wasserzufuhr sofort durch die relativ stärkere Ausdehnung jener als Krümmung des Organs in die Erscheinung tritt.

Deutlicher noch kommt die vorübergehende Verminderung des Turgor der

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859; u. Pringsh. Jahrb. 2, p. 259.

Zellhaut an einfacher gebauten Organismen zur Erscheinung. Zwar an den unverletzten Zellen solcher wirkt die Spannung des flüssigen Zellinhalts dem Hervortreten örtlicher Abnahme der Spannung der Zellhaut entgegen. Man kann eine Stammzelle oder lange Blattzelle einer Nitella beugen, selbst knicken oder örtlich derb quetschen, es stellt sich dennoch nach Aufhören des mechanischen Eingriffs die frühere Spannung der Zellhaut völlig wieder her. Es ist ein Verhältniss, ähnlich dem, welches an einem prall mit Luft oder mit Wasser erfüllten, beiderseits geschlossenen Darmstücke sich zeigt. Anders wenn das Lumen der Zelle geöffnet wird. Durchschneidet man mittelst einer scharfen Scheere eine solche auf einer Glasplatte in Wasser liegende Nitellazelle, so strömt zunächst ein grosser Theil des flüssigen und halbfesten Zelleninhalts rasch aus. Die Hautschicht des Protoplasma aber mit den ihr anhaftenden Chlorophyllkörpern bleibt der Innenfläche der Zellhaut dicht angeschmiegt. Jetzt erweiset sich die Zellmembran auch gegen geringfügigen mechanischen Druck höchst empfindlich. Quetscht man sie örtlich unter dem Mikroskop mittelst einer flach aufgelegten dünnen Nadel, so wird die cylindrische Membran an der Berührungsstelle platt gedrückt. Der Eingriff kann ziemlich rauh sein, und die Dislocation des protoplasmatischen, das Chlorophyll enthaltenden Wandbelegs in einer ganzen Querzone der Zelle bewirken. Es stellt sich gleichwohl nach kurzer Ruhe der frühere Turgor der Zellhaut, und damit die genau cylindrische Form derselben wieder her. Wenn unmittelbar nach der Quetschung die Zelle von ihrer Unterlage emporgehoben wird, so zeigt sie sich an der platt gedrückten Stelle schlaff. Das vom Unterstützungspunkte aus jenseits derselben gelegene Stück knickt ein und hängt herab. Wenn die Cylinderform der Membran sich wieder hergestellt hat, so ist die Zellhaut ihrer ganzen Länge nach wieder straff; von der Unterlage emporgehoben und wagrecht gehalten bleibt sie steif, selbst wenn ihr nicht unterstütztes Ende eine mässige Last; an Stammzellen etwa einen Blattquirl trägt. — Aehnliche Versuche lassen sich an langen Zellen dicker Fäden von Cladophora fracta, und an den dickwandigen Vaucherien des Brackwassers anstellen.

Die höchste Empfindlichkeit gegen mechanische Erschütterung zeigen die expansiven Zellmembranen der im engsten Sinne sensitiven Pflanzenorgane. Der Aufbau derselben bietet zweierlei Modificationen. Bei der ersten sind in zwei gegenüber liegenden Hälften des Organs Schwellgewebe der Art in antagonistischer Gegenwirkung, dass die Expansion beider, sich das Gleichgewicht haltend, die Richtung des ruhenden, nicht gereizten Organs bestimmt. Von diesen Schwellgeweben verliert das eine auf geringe mechanische Erschütterung seinen Turgor; es erschlafft, und nun hat die Thätigkeit des antagonistischen Schwellgewebes freien Spielraum. Dieses expandirt sich, es macht die Hälfte des Organs convex, in welcher es belegen ist, und ändert so dessen Form und Richtung. Allmälig erlangt das specifisch reizbare erschlaffte Zellgewebe den früheren Turgor wieder. Es überwindet mehr und mehr die seiner Expansion entgegenstrebende Kraftäusserung des antagonistischen Gewebes, und stellt endlich den früheren Formen- und Richtungszustand vollständig wieder her. Als leichtest zu controlirendes Beispiel derartiger Organisation reizbarer Organe sei zunächst das Gelenkkissen des Hauptblattstiels der Mimosa pudica erörtert: eine gestutzt kegelförmige, an der Oberseite etwas abgeplattete Zellenmasse, unter der Epidermis aus einer dicken Ringschicht dickwandigen Schwellgewebes ohne Intercellular-

räume bestehend, die von einem Gefässstrange durchzogen wird, der von einem Cylindermantel dünnwandigen, Intercellularräume enthaltenden Parenchyms umgeben ist. Letztere beide Gewebe sind bei der Bewegung indifferent. Die untere Hälfte des Gelenkkissens ist die specifisch reizbare. Erfahren ihre Zellmembranen eine Dehnung oder Compression, sei es durch örtlichen Druck — etwa durch Betupfen mittelst einer stumpfen Nadel, — sei es durch eine Zerrung — etwa durch Beugung des Blattkissens nach einer beliebigen Richtung, — so tritt sofort Volumenverminderung der unteren Gelenkhälfte ein. Sie nimmt sichtlich an Umfang ab, während die obere Gelenkhälfte sich ausdehnt und dadurch das Blattgelenk nach unten beugt. Den mikroskopischen Einblick in das Verhalten der Zellwände bei diesem Vorgange gestattet die[1]) Methode der Betrachtung dünner Längsdurchschnitte des Blattkissens, welche an der oberen Kante etwas dicker sind und in Wasser liegen. Die Wasseraufnahme der Zellwände der oberen Gelenkhälfte, verbunden mit der durch den Schnitt bewirkten Reizung der unteren, bringt dann ähnliche Lagenverhältnisse hervor, wie sie im unverletzten gereizten Gelenke obwalten. Es ist dann deutlich, dass die Wände der Zellen der unteren Gelenkhälfte, verglichen mit solchen aus (durch Chloroform) unreizbar gemachten Bewegungsorganen nach allen Richtungen der Fläche an Ausdehnung verloren, an transversalem Durchmesser nicht merklich gewonnen haben. Die Zellhöhlen sind beträchtlich kleiner, die Zellmembranen nicht erheblich dicker, als im unempfindlich gewordenen Bewegungsorgane. Sie haben also ihr Volumen verringert. Dies kann nur durch den Verlust von Imbibitionswasser geschehen sein, von Wasser, welches ebenso von den sich expandirenden Zellwänden der oberen Gelenkhälfte aufgenommen wird, wie die aus den sich verengenden Zellräumen der unteren Hälfte ausgetriebene Flüssigkeit von den sich erweiternden Zellräumen der oberen. — Nach erfolgter Reizung, nach Senkung des Blattstiels ist das Blattgelenk minder straff als vorher. Misst man den Winkel, welchen der Blattstiel vor der Reizung mit dem wagrecht aufgestellten Stängelstück über ihm macht: — kehrt man sodann die Pflanze um, und misst wiederum den Winkel zwischen Blattstiel und Stängel, so giebt die Differenz beider Winkel einen relativen Werth für die Steifigkeit des Blattgelenks. An dem gereizten Blattstiel ist diese Differenz grösser, das Gelenk also vergleichungsweise erschlafft[2]). Hieraus folgt, dass durch die Reizung der, nothwendig eine bestimmte Straffheit des ganzen Organs bedingende Antagonismus der beiderlei Schwellgewebe sich vermindert hat. Das Nähere des Hergangs lehrt die zuerst von Lindsay[3]) ausgeführte Vivisection. Wird die obere Hälfte des Gelenkpolsters bis nahe an den Gefässbündelstrang abgetragen, so richtet die Expansion der unteren Hälfte des Blattkissens den gemeinschaftlichen Blattstiel steil auf, ihn an den Stängel andrückend oder — bei etwas schräger Führung des Schnittes — ihn noch darüber hinausbeugend, sobald die Erschlaffung dieses Schwellgewebes sich ausgeglichen hat, welche durch den von der Verwundung des Organs auf dasselbe geübten Reiz nothwendig bedingt ist[4]).

1) von Sachs zuerst für Oxalis angewendet: Bot. Zeit. 1857, p. 796.

2) Brücke in Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1848, p. 442.

3) Mscpt. in der Biblioth. der Lond. Roy. Soc.: citirt von Burnutt & Mayo in Quarterly j.[1], of Lit. Sc. & Arts New Ser. III, p. 76. Der Versuch wurde von Dutrochet wiederholt, ohne dass dieser die Arbeit Lindsay's kannte: Dutrochet Mém. 1, p. 534.

4) Das häufige Misslingen des Versuches (vgl. Meyen Pflanzenphysiol. III, p. 487) beruht lediglich darauf, dass versäumt wird, die blosgelegte Gewebmasse vor Austrocknung durch

Durch diese Operation wird die Reizbarkeit des Organs nicht vollständig aufgehoben. Die untere Hälfte des Gelenkpolsters dehnt durch ihre Expansion die sie überziehende Epidermis. Wird das operirte Blattkissen durch Erschütterung oder durch Berührung seiner Unterseite aufs Neue gereizt, und so das Ausdehnungsstreben der unteren Hälfte des Gelenkpolsters gemindert, so zieht sich diese Epidermis vermöge ihrer Elasticität auf kleineren Raum zusammen, und entfernt dadurch den Blattstiel etwas von der Stängelkante, der er angedrückt war[1]). — Wird dagegen die untere Hälfte des Blattkissens bis nahe an den axilen Gefässbündelstrang weggeschnitten, so beugt die Expansion der oberen Hälfte den Blattstiel scharf nach unten, ihn ebenfalls an den Stängel an oder noch darüber hinaus drückend. Fortan ist das Blattkissen gegen mechanische Reize völlig unempfindlich.

Die Mechanik der Mehrzahl reizbarer Organe stimmt mit der des Kissens des Hauptblattstiels der Mimosa pudica überein. Zunächst diejenige der reizbaren Kissen an den Einfügungsstellen der Abschnitte zweiter Ordnung und der Fiederblättchen der Mimosen; in Bezug auf Letztere nur mit der Modification, dass die specifisch reizbare Hälfte des Gelenkes auf der Oberseite liegt, dass somit die Blättchen bei Reizung sich aufrichten. Ferner die der reizbaren Blättchenkissen der Oxalisarten, sowohl derer mit gefiederten Blättern, wie O. sensitiva, als auch derer mit handförmigen, wie O. lasiandra, tetraphylla, acetosella u. s. w. Auch bei den auf Reizung längs der Mittellinie sich zusammenfaltenden Blättern der Dionaea muscipula ist die Einrichtung in der Hauptsache gleich beschaffen: das Gewebe der oberen Blattfläche ist hier das specifisch reizbare. Aehnlich verhalten sich die bei Reizung zusammenklappenden beiden Abschnitte der Narben von Mimulus, Torenia, Martynia und verwandter; die rückwärts emporschlagende Columella der Blüthen von Stylidium u. s. w. Die reizbaren Staubfäden von Berberis — um zum Schluss ein Beispiel reizbarer Staubblätter anzuführen — stimmen in der Organisation des Bewegungsorgans noch vollständiger mit dem Blattkissen der Mimosen überein. Stark reizbar ist nur das aus sehr kleinen isodiametrischen Zellen bestehende Gewebe dicht über der Einfügungsstelle des Filaments, und zwar ist das der Oberseite das specifisch reizbare. Im nicht gereizten Zustande steht das Filament, gerade gestreckt oder gegen das Pistill hin schwach concav gekrümmt, in einem Winkel von 45°—70° spreizend von der Blüthenachse ab. Wird in dem Winkel zwischen Basis des Germen und Einfügung des Fila-

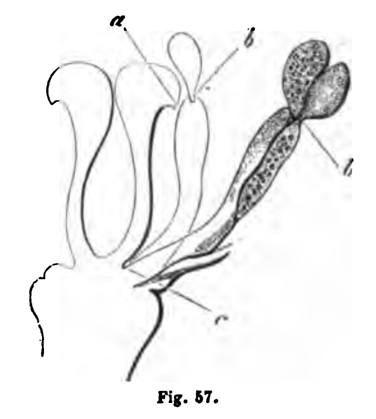


Fig. 57.

Fig. 57. Blüthenboden, Pistill (längs durchschnitten) und ein Staubgefäss von Berberis vulgaris, letzteres in spreizender Stellung schwach vergrössert. Die Stellung des Staubgefässes nach erfolgter Richtung ist in zarteren Umrissen angegeben.

Verdunstung zu schützen. Hält man die Pflanze in einer dunstgesättigten Atmosphäre, so gelingt das Experiment ausnahmslos.

1) Die bereits von Brücke (a. a. O.) erläuterte Erscheinung, dass nach Abtragung der oberen Gelenkhälfte noch Reizbewegungen, nach Abtragung der oberen oder der unteren noch periodische Bewegungen möglich sind, findet weiterhin im § 38 ihre Erörterung.

ments das Gewebe durch Berührung gereizt, so bewegt sich der Staubfaden rasch gegen das Germen hin, mit seinem oberen Ende, beziehendlich mit den nach vorn übergekrümmten, mit Pollen bedeckten Antherenklappen an den vorstehenden Rand der Narbe anschlagend (Fig. 57). An der Bewegung der Filamente hat eine gesteigerte Incurvation derselben, ihrer ganzen Länge nach, keinen oder doch keinen erheblichen Antheil[1]). Die untere Seite der Stelle dicht über der Einfügung des Filaments in den Blüthenboden wird dabei (an Präparaten von Blumen, von denen alle Blattorgane bis auf das Pistill und eines oder zwei gegenüber stehende Staubgefässe entfernt wurden, und die unter dem Mikroskope bei mittlerer Vergrösserung in auffallendem Lichte betrachtet werden) sichtlich convex und gedehnt, die obere faltig comprimirt.

Die Krümmung, welche der Theil der Filamente von Berberis oberhalb der Einfügungsstelle in den Blüthenboden, wenn auch nur in geringem Grade und nicht immer nach Reizung annimmt, zeigt, dass hier eine Erschlaffung der Schwellgewebe auch über das specifisch reizbare, der Intercellularräume entbehrende Parenchym hinaus eine Strecke weit sich fortsetzt. Die in solcher Weise sich verhaltenden Filamente stellen vermöge dieser Ausdehnung des reizbaren Gewebes einen Uebergang zu den R a n k e n dar. Die jüngeren, noch gestreckten Ranken zeigen beinahe sämmtlich eine träge Reizbarkeit, insofern in ihnen eine Bewegung hervorgerufen wird, wenn ein fester Körper geringer Ausdehnung längere Zeit mit einer ihrer Flächen in Berührung steht, in Folge welcher Bewegung die Ranke um den fremden Körper gewunden wird. Die Bewegung wird vermittelt durch Expansion der Gewebe der convex werdenden Flächen[2]). Sie erfolgt an jeder gereizten Stelle der ganzen Länge der Ranke, die Basis und die äusserste Spitze ausgenommen, falls diese letztere schon eingekrümmt ist. Hieraus geht hervor, dass in der ganzen Ausdehnung der Ranke ein Schwellgewebe verbreitet ist, welches durch den Contact eines festen Körpers in seinem Expansionsstreben beeinträchtigt wird. Manche Ranken sind an allen Kanten gleichmässig sensitiv, z. B. die von Cobaea scandens und von Cissus discolor[3]); die meisten Ranken mit eingekrümmter Spitze dagegen sind an der oberen, convexen Kante unempfindlich, nur an der unteren und den seitlichen Flächen reizbar[4]). — Die Ranken einiger Gewächse besitzen einen höheren Grad von Reizbarkeit. Sie krümmen sich unter

---

1) Dieser Angabe steht die von Unger (Anat. u. Physiol., p. 419) ausdrücklich entgegen: »die Staubfäden bewegen sich nicht im Gelenke, sondern indem sie sich nach einwärts krümmen.« Die von Unger a. a. O. gegebene Zeichnung stellt zwar den spreizenden Staubfaden gerade, den zum Pistill hin gebeugten gekrümmt dar. Allein schon aus dieser Abbildung würde hervorgehen, dass die dargestellte Krümmung nicht ausreicht, die Anthere bis an den Narbenrand zu bringen. Ueberträgt man die Krümmung auf das Filament des spreizenden Stamen, so würde die Anthere nur etwa $^1/_7$ des erforderlichen Weges zurücklegen. Eine Reihe von 21 mikrometrischen Messungen an verschiedenen Blüthen zeigte mir in 13 Fällen k e i n e nach der Reizung eingetretene Verkürzung der Distanz *b' c* der beistehenden Abbildung (S. 305) so dass also gar keine Incurvation des Filaments stattgefunden hatte); in den anderen 8 Fällen eine so geringe (nie $^1/_{12}$ erreichend, meist geringer), dass aus ihr nicht die Annäherung der Anthere an die Narbe folgen kann. Denn selbst den niedrigsten vorkommenden Grad des Spreizens der Stamina im Winkel von 45° zur Blüthenachse zum Ausgangspunkt genommen, würde es einer Krümmung des Filaments zu einem Bogen von 90° bedürfen, um die Anthere an die Narbe zu bringen; — somit einer Verkürzung der Distanz *b c* von 10:8,9.

2) v. Mohl, Bau und Winden der Ranken und Schlinggewächse, Tübingen 1827, p. 111. § 11—16, 55. 3) Darwin, on the movements of climbing plants, Journ. Linn. soc. 9, p. 100.

4) v. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen, p. 64.

günstigen Verhältnissen (hoher Temperatur und feuchter Atmosphäre) auch nach vorübergehender, nur Augenblicke dauernder Berührung. So die mehrerer Cucurbitaceen. Völlig ausgestreckte, nur an der Spitze schwach eingekrümmte Ranken von Sicyos angulata rollten sich nach ein- oder zweimaliger leiser Berührung der concaven Seite mit einem Holzstabe (bei + 25° C.) binnen $1\frac{1}{2}$ Minute nach dem oberen Ende zu ein, jede zu $2\frac{1}{2}$—3 Umläufen. Nach Verlauf von reichlich einer Stunde streckten sich die Ranken wieder gerade. An der aufs Neue gestreckten Ranke gelang die mehrfache Wiederholung des Versuches[1]). Noch reizbarer sind die Ranken von Passiflora gracilis. Eine momentane leichte Berührung mit einem dünnen Stäbchen der concaven Kante von Ranken, deren Spitze ebenbe ginnt, sich einzukrümmen, veranlasst die an der berührten Seite concave Einkrümmung der Ranken. Die Krümmung wird merklich nach Verlauf von etwa $\frac{1}{2}$ Minute. Sie verlauft so rasch, dass das Auge ihr zu folgen vermag. Nach beiläufig 2 Minuten sind zwei Umläufe einer offenen Spirale gebildet. Die Ranke streckt sich binnen 2 Stunden wieder gerade. Das leise Auflegen eines Stückchens Platindrath von beiläufig 3 Milligr. Gewicht, das Anhängen einer Schlinge aus dünnen Baumwollengarn, 2 Milligr. schwer, auf den concaven Theil der Ranke genügen zum Hervorrufen der Einkrümmung[2]). Auch die Ranken von Cobaea scandens krümmen sich nach leichter, augenblicklicher Berührung einer beliebigen Kante an der Contactstelle concav, und strecken sich dann in kurzer Frist wieder gerade[3]). Aehnlich, wenn auch langsamer, binnen 3—6 Minuten, die als Ranken functionirenden Blattstiele des Tropaeolum peregrinum, und noch manche andere Ranken[4]). — Unter den einheimischen Rankenpflanzen ist Bryonia dioica als besonders reizbar zu nennen. Die Ranken rollen sich bei schwülem Wetter nach leichter Berührung mit dem Finger binnen 1—2 Minuten zu $\frac{1}{2}$—3 Windungen ein. — Einige Ranken, die für vorübergehende Berührung wenig oder gar nicht empfindlich sind, und welche mit ihnen in Contact gerathende feste Körper geringen Umfangs nur vorübergehend oder gar nicht umschlingen, sind dafür an ihren äussersten Enden in eigenthümlicher Weise reizbar. Die Ranken von Ampelopsis hederacea — als Wickel ausgebildete Verzweigungssysteme von Achsen mit rudimentären Blättern — zeigen in der Nähe der Spitze jedes Rankenastes einen dunkelgefärbten Fleck. Wird die Ranke älter, so entsteht an den meisten ihrer Aeste (nicht an allen) an dieser Stelle eine Anschwellung, die klein bleibt, wenn die Ranke mit keinem festen Körper in Berührung kommt. Trifft sie dagegen auf einen solchen von grösserer Oberfläche, so nimmt die obere, der Berührungsstelle abgewendete Seite der Anschwellung rasch an Umfang zu. Sie wächst binnen 48 Stunden zu einem kissenförmigen Körper heran, dessen Breite den Durchmesser der Ranke um das Drei- bis Vierfache übertrifft. Die Anschwellung bildet sich ebensogut bei völligem Lichtausschluss, wie im Tageslichte. Sie entsteht lediglich durch Wucherung des Parenchyms des Rankenendes; die Gefässbündel desselben betheiligen sich nicht an ihrer Bildung. Ihre untere, minder wachsende Fläche wird der Unterlage dicht angedrückt und modelt ihre im Allgemeinen ovale Gestalt genau nach der

1) Gray, proceed. Amer. Acad. of arts and sc. 4, 1858, 98; abgedruckt in Edinb. new philos. Journ. 10, 1859, p. 307 und übersetzt in Bibl. univ. de Genève 45, 1860, p. 250.

2) Darwin in Journ. Linnean soc. 9, 1865, p. 100 der Abhandlung.

3) Darwin a. a. O. p. 62. 4) Derselbe a. a. O. p. 35 etc.

Unterlage. Die Verbindung der Anschwellung mit dem sie berührenden Körper wird eine noch innigere dadurch, dass die Zellen ihrer Unterseite zu Papillen sich entwickeln, welche den Unebenheiten der Unterlage sich dicht anschmiegen, und einen in warmen ätherischen Oelen löslichen Kitt aussondern. Kleine über die Unterlage hervorragende Theilchen derselben (z. B. dünne Splitter eines Brets) werden von den Anschwellungen vollständig umwachsen und eingeschlossen. Gelegentlich, doch nicht häufig, bilden sich derartige Anschwellungen auch an weiter rückwärts von den Endigungen gelegenen Theilen von Ranken, welche mit festen Gegenständen in dauernde Berührung traten[1]). Die Enden der Ranken (modificirter Endtheile zusammengesetzter Blätter) von Bignonia capreolata verhalten sich ähnlich[2]). — In diesen besonderen Fällen von Reizung ist die Expansion des Schwellgewebes der von dem Reize nicht getroffenen Hälfte des Organs eine andauernde, und die Zunahme der Grösse seiner Zellen ist von Vermehrung derselben gefolgt. Es war nicht unwahrscheinlich, dass eine Prädisposition der äusseren Gewebschichten der Anschwellungen zu negativem Heliotropismus mitwirke; eine Vermuthung, welche durch das oben erwähnte Ergebniss der Untersuchung des Verhaltens derselben in völliger Dunkelheit indessen völlig widerlegt wird.

Es besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen der Reizung auch der empfindlichsten Ranken durch vorübergehende Reize, und derjenigen der Blattkissen von Mimosa oder der Staubfäden von Berberis. Für jene müssen die Reize eine gewisse Zeitlänge andauern, um einen Einfluss auszuüben; für diese genügt eine unmessbar kurze Dauer des Reizes. Dafür krümmen sich empfindliche Ranken bei längerer Einwirkung von äusserst geringer Berührung oder Belastung, die auf die empfindlichste Mimose gar keine Wirkung äussert. Richtet man den feinen Wasserstrahl einer kleinen Spritze auf die Blättchen einer Mimosa pudica, so bringt das Auftreffen der ersten, wenn auch sanft auffallenden Tropfen die Blättchen zur Zusammenlegung. Besprützt man mit aller Kraft die krümmungsfähigen Ranken von Passiflora gracilis, so dass sie energisch zur Seite geschleudert werden, so rollen sie sich doch nicht im geringsten ein. Umgekehrt bleibt die Belastung eines Mimosablattes mit dem zum Knäuel geballten Baumwollenfaden, der über die Ranke jener Passiflora gelegt ihre Einrollung veranlasste, ohne alle Wirkung auf die Richtung des Blatts und der Blättchen der Sinnpflanze[3]). — Die Ranken vieler rankender Gewächse sind für die Erreichung fester Stützen dadurch begünstigt, dass sie eine auf wechselnder relativer Verlängerung einer Kante beruhende Nutation vollziehen (§ 38), dass sie in verschiedenen Zeitabschnitten nach verschiedenen Richtungen des Compasses sich überkrümmen, und so mit ihren überhangenden Enden einen grossen Raum durchschweifen. Diese Nutation ist häufig noch von ähnlicher Nutation der die Ranken tragenden Internodien begleitet. So bei Pisum sativum[4]), Clematis viticella, Tropaeolum tricolorum, Echinocystis lobata, Passiflora gracilis[5]). Die Bewegung ist in ihrer Richtung stetig, Internodien und Rankenenden beschreiben fortlaufende Curven in den meisten (namentlich den bisher genannten) Fällen; die Richtung setzt gelegentlich um nur bei einigen Bignonien (B. unguis, speciosa[6]). — Die jüngeren Inter-

1) v. Mohl a. a. O. p. 70 (wo auch die ältere Literatur — Malpighi, Guettard — citirt ist; Darwin a. a. O. p. 84. 2) Darwin a. a. O. p. 56.

3) Darwin a. a. O. p. 90. 4) Dutrochet, Compt. r. 17, 1843, p. 989.

5) Darwin a. a. O. p. 80, 85, 74, 89. 6) Derselbe a. a. O. p. 52.

nodien von Schlingpflanzen haben sämmtlich mit der Mehrzahl der Rankenpflanzen die Nutation in constanter[1]) der ihres späteren Windens gleichsinniger Richtung gemein. Die bei ihnen durchwegs überhängenden Sprossenden vollziehen Umdrehungen, die bei rechts windenden Schlingpflanzen (Humulus lupulus, Manettia bicolor, Tamus communis z. B.) dem scheinbaren Laufe der Sonne folgen, rechtsumläufig sind, bei der grossen Mehrzahl der Schlingpflanzen die entgegengesetzte Wendung haben. Wird durch diese Nutation eine Kante des Sprossendes an einen festen Körper mässigen Umfanges angedrückt, so tritt auch hier, und hier ganz allgemein, eine träge Reizbarkeit des Gewebes des Stängels der Schlingpflanze in die Erscheinung. An der Contactstelle wird das Ausdehnungsstreben der unmittelbar berührten Kante verringert, während es an den übrigen Kanten in dem bisherigen Maasse fortbesteht. Der Stängel beugt sich an der Berührungsstelle concav. Er bringt dadurch oberhalb derselben belegene Strecken seiner Seitenkante mit der Stütze in Berührung. Diese werden fort und fort in gleicher Weise gereizt, und so umschlingt der Stängel, schraubenlinig aufsteigend, die Stütze. Die Wendung dieser Schraubenlinie ist nothwendig gleichsinnig der Drehungsrichtung der vorausgegangenen Nutation[2]). Die Reizbarkeit von Schlingpflanzen tritt allerwärts erst nach längerem Contact eines festen Körpers hervor. Es ist keine Schlingpflanze bekannt, welche auf vorübergehende Reibung einer ihrer Kanten durch Incurvation der geriebenen Stelle reagirte. Aber diese Reizbarkeit überwiegt bei allen Schlingpflanzen dauernd die Kraftäusserung der Expansion der Zellen, welche successiv in aufeinanderfolgenden Längsstreifen wachsend und abnehmend, die Nutation der Sprossenden bewirkte. Mit dem Beginn der Einkrümmung der Schlingpflanze an der Stelle des Contacts mit der Stütze ist in diesem Theile des Gewebes die periodische Aenderung der Gewebspannung vernichtet; die dauernde, auf der permanenten Minderung der Expansion der berührten Kante beruhende Krümmung an deren Stelle getreten.

Aus diesem Verhältniss folgt mit Nothwendigkeit, das auch das Umschlingen von Stützen durch Schlinggewächse auf Reizbarkeit der berührten Kante des Pflanzentheils beruht. Darwin ist der Meinung, dass die Fortdauer der Nutation des oberen freien Theils des windenden Sprosses für sich allein die Umschlingung der Stütze hervorbringen müsse[3]), und spricht den Schlingpflanzen die Reizbarkeit ab[4]). Wäre dem so, dann wäre nicht einzusehen, warum das Vermögen die Nutation fortzusetzen, an den Contactstellen erlöschen sollte. Fände dieses Erlöschen nicht statt, so würden Schlingpflanzen ebenso gut sehr häufig von den bereits umschlungenen Stützen sich wieder abwinden (indem concav gewordene Längskanten des Stängels wieder convex würden) als dies bei den Ranken von Bignonia littoralis und capreolata, von Ampelopsis hederacea geschieht[5]). — Bestände nicht in der Reizbarkeit der berührten Kanten eine Kraft, welche die mit der unterhalb der in Nutation begriffenen Sprossenden stattfindende active geocentrische Aufwärtskrümmung der windenden Sprosse zu überwinden vermöchte, so könnte keine Schlingpflanze um schräg abwärts geneigte Stützen sich winden. Ich habe aber die Fragaria indica 5 Fuss weit um unter Winkeln von 45° gespannte Seile in der Richtung abwärts sich winden sehen. — Hibbertia dentata dreht ihre Sprossenden, nach Darwin[6]) bei der Nutation bald rechtsum, bald linksum, am nämlichen Sprossende die Richtung umsetzend. Die Umschlingung von Stützen aber geschieht constant linkswendig. Auch diese Thatsache spricht gegen Darwin's Auffassung.

---

1) Die einzige bekannte Ausnahme dieser Beständigkeit bietet Hibbertia dentata; Darwin a. a. O. p. 21 (siehe weiter unten im § 38. 2) v. Mohl, Ranken- und Schlingpflanzen, p. 111.
3) Darwin a. a. O. p. 9. 4) a. a. O. p. 10. 5) a. a. O. p. 53, 57, 84. 6) a. a. O. p. 21.

Die zweite Modification des Baues sensitiver Organe besteht in der Vereinigung eines einzigen, in seiner ganzen Masse reizbaren Schwellgewebes mit einem passiv gedehnten Gewebe von sehr vollkommener Elasticität. Vor der Reizung wird das letztere durch die Expansion des Schwellgewebes in hohem Grade gedehnt. Wird das Organ gereizt, das Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes gemindert, so werden die Dimensionen des Organs nach bestimmten Richtungen (bei Vorhandensein von Luft in intercellularen Räumen und daraus folgender Compressibilität der Masse nach allen Richtungen) verkleinert; das Organ zieht sich zusammen. Wenn späterhin das Schwellgewebe allmälig sein früheres Ausdehnungsstreben wieder erlangt, wird das Organ schrittweise bis zu den früheren Dimensionen wieder ausgedehnt.

Dieser Bau reizbarer Organe kommt vielen sensitiven Staubfäden zu. So namentlich denen der Cynarocephalen, der Cichoriaceen und einiger Inuleen. Insbesondere zeigen die von Centaurea die Erscheinung sehr deutlich. Jede Berührung der Blüthchen frisch aufgeblüheter Köpfe ruft zuckende Bewegungen hervor, die darin ihren Grund haben, dass die Staubfäden sich verkürzen. Die Verkürzung gleicht sich nach einiger Zeit wieder aus; dann sind die Filamente aufs Neue reizbar[1]). Vor der Reizung sind die bandförmigen Filamente gegen den Griffel concav gekrümmt. Bei Erschütterung verkürzen sie sich in dem Grade, dass sie, die Krümmung einbüssend, dem Griffel dicht anliegen, und dass ihre Länge jetzt geringer ist, als die Sehne des vorherigen Bogens: eine Verkürzung, die in der Herabziehung der Antherenröhre am Griffel sich zu erkennen giebt. Es ragt nach der Reizung ein längeres Stück der Narben aus dem oberen Ende der Griffelröhre heraus, als zuvor. Dies tritt sehr deutlich an Blumen hervor, deren Corolle bis zur Einfügungsstelle der Staubfäden weggeschnitten wurde[2]). Werden die Filamente am einen Ende mittelst Durchschneidung von den Antheren oder der Corollenröhre frei gemacht, so krümmen sie sich, nach Wiedererlangung des durch den als Reiz wirkenden Schnitt verminderten Ausdehnungsstrebens, nach Aussen concav[3]), woraus hervorgeht, dass die Expansion des Schwellgewebes an der Innenfläche etwas grösser ist, als an der äusseren. Die auf Reizung folgende Verkürzung beträgt etwa 26%; bei derselben ist eine Zunahme der Dicke des Staubfadens nur in der Richtung senkrecht auf seine breitere Fläche wahrzunehmen. Sie beläuft sich bis auf 28%[4]). Da die reizbare Stelle der Staubfäden mindestens dreissigmal länger ist, als dick, so bleibt die Volumenzunahme durch Dickerwerden bei der Verkürzung hinter der Volumenabnahme durch Kürzerwerden erheblich (etwa um 20%) zurück. Dies erklärt sich daraus, dass das Schwellgewebe dieser Filamente in Intercellularräumen etwas Luft enthält, also compressibel ist. Das axile Gefässbündel ist bei der Zusammenziehung passiv, es erscheint nach derselben wellig gebogen[5]). Die verkürzten Filamente sind straff gespannt. Sie ziehen die Antherenröhre mit Gewalt am Griffel herab, und beugen den mittleren Theil des Griffels, wenn dieser seitlich zwischen den Filamenten heraustreten kann, krumm wie einen Sprenkel[6]); aber obwohl der gereizte Faden straff ist, so ist er doch weit weniger steif, minder gespannt, schlaffer, als vor der Reizung. Dies geht aus folgendem einfachen Versuche klar hervor. Man fasse eine von der Carolle befreite Blume einer Centaurea (ich experimentirte an C. spinulosa, collina, phrygia) am oberen Ende der Antherenröhre, halte sie wagrecht.

1) Anonymus, discorso sulla irritabilità d'alcuni Fiore, Firenze 1764; die Gött. Anz. und Koelreuter. — 3. Forts. 126 — nennen als Verfasser C[te] dal Lavolà, Treviranus — Pflanzenphysiol. 2, p. 764 — schreibt Cavolo. 2) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 28.

3) Cohn, contractile Gewebe, Abdr. aus Jahrb. schles. Ges. 1861, Heft 1, p. 40.

4) Unger in Bot. Zeit. 1862, p. 115; zahlreiche Messungen, welche ich an Cent. nigra und Cent. spinulosa anstellte, ergaben mir übereinstimmende Resultate. 5) Cohn a. a. O.

6) Cohn a. a. O. p. 18. Der dort gethane Ausspruch: »die Filamente befinden sich in um so gespannterem Zustande, je mehr ihre Länge abnimmt,« ist durch keine Thatsache bewiesen. Ein solches Verhältniss ist von vorn herein unwahrscheinlich, und es ist thatsächlich das entgegengesetzte vorhanden, wie die im Texte mitgetheilte Beobachtung unwiderleglich beweist.

und belaste den Fruchtknoten mit einem Gewichte, welches vom Präparat nach oben getragen werden kann, ohne dass dieses sich beuget. Ich wandte ein etwa 15 M.M. langes, zu einer Schlinge gebogenes Stück feinen Platindraths an. Legt man den Drath leise auf, so werden dadurch die Staubfäden nicht gereizt; sie stehen nach wie vor bogig vom Griffel ab. Reizt man jetzt, so dass die Filamente dem Griffel dicht anliegen, so beugt die Belastung des Fruchtknotens das Präparat sofort beträchtlich nach unten. Die Beugung beschränkt sich auf die Filamente, die Antherenröhre bleibt gerade. — Wird ein gereizter Staubfaden der Länge nach gespalten, so krümmen sich die Schnittflächen stark convex. Die Expansion der Schwellgewebe ist also durch die Reizung nur gemindert, nicht aufgehoben. — Die sehr vollkommene Elasticität der Gewebe der Fäden tritt an solchen hervor, deren Reizbarkeit dauernd vernichtet ist (beispielsweise durch stundenlanges Untertauchen in Wasser, durch längere Einwirkung in Aetherdampf) und die sich für immer verkürzt haben. Solche fast bis auf die Hälfte ihrer früheren Länge verkürzte Fäden lassen sich mit geringer Gewalt, indem man die Antherenröhre mit der einen, das nicht weggeschnittene untere Stück der Blumenkrone mit der anderen Hand fasst, wieder zur früheren Länge ausdehnen. Lässt man die eine Hand los, so schnellen die Staubfäden augenblicklich zusammen, »als ob es Kautschukfäden wären«[1]). Auch solche Filamente krümmen nach Längsspaltung die Schnittflächen convex. Es besteht mithin noch immer ein Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes, und es ist klar, dass jene vollkommene Elastisticität nur in den Membranen der Epidermis ihren Sitz haben kann. — Die Mechanik der Reizbewegungen der Compositenstaubfäden ergiebt sich aus diesen Thatsachen als ein sehr einfacher. Im nicht gereizten Zustande ist das Expansionsbestreben des zwischen der Epidermis und dem axilen Gefässbündel gelegenen Schwellgewebes in der Längsrichtung so beträchtlich, dass es die elastische Epidermis zu bedeutender Länge dehnt. Die Reizung mindert dieses Ausdehnungsstrebens; die Epidermis contrahirt sich dann vermöge ihrer Elasticität zu geringerer Länge. Die Zellen des Schwellgewebes ändern dabei ihre Form; sie werden kürzer und weiter. Die Zunahme der queren Durchmesser der Zellen setzt voraus, dass die Epidermis in transversaler Richtung dehnbarer ist, als in longitudinaler. Der flüssige Inhalt der Zellen des Schwellgewebes geräth durch die Pressung der sich verkürzenden Epidermis unter Druck, welcher Druck als hydrostatischer nach allen Richtungen gleichmässig, und mit grösstem Erfolg in der Richtung geringsten Widerstandes, also in transversaler wirkt. Nach Aufhören der Reizung beginnt aufs Neue das Anschwellen des expansiven Gewebes in Richtung der Länge, das endlich den früheren Zustand wieder herstellt[2]). Wenn auch die Expansion der nach Innen zu gelegenen Hälfte des Schwellgewebes der Filamente der Centaureen die der äusseren Hälfte um etwas überwiegt, so sind dessen ungeachtet die Fäden an jeder Kante in gleichem Grade reizbar. An dem einen Ende mittelst Durchschneidung frei gemachte und dann völlig expandirte Staubfäden beugen sich bei Reizung durch die Berührung mit einer Nadel zunächst nach der Seite hin, an welcher sie berührt wurden[3]). Aehnlich verhalten sich andere reizbare Staubfäden, z. B. die von Sparmannia africana, aller darauf untersuchten Ar-

1) Cohn a. a. O. p. 26.

2) Diese Auffassung sprach bereits Morren aus: Bullet. Acad. Bruxelles, 1843, 2. Juillet. Zu einer wesentlich anderen Schlussfolgerung gelangte Cohn, a. a. O. p. 28: er »neigt zu der Annahme, dass das gesammte parenchymatische Gewebe des Fadens die Fähigkeit besitze, sich selbstständig ebenso wohl auszudehnen als zusammenzuziehen, dass dasselbe überall Elasticität und Contractilität vereinige, ohne jedoch in Abrede stellen zu wollen, dass die verschiedenen Zellschichten ein quantitativ verschiedenes Maass dieser beiden Kräfte besitzen mögen.« Cohn übersieht die Bedeutung der von ihm selbst (a. a. O. p. 27) beobachteten Thatsache, dass ein »der Länge nach aufgeschnittener (und selbstredend dadurch gereizter, contrahirter) Faden sich zu einer Schneckenlinie dergestalt zusammenrollt, dass die Schnittfläche die convexe Seite bildet.« Man kann sich vorstellen, dass ein und derselbe homogene Körper (beispielsweise jeder einzelne kleinste Theil des Zellgewebes) successiv im Zustande der Contraction und Expansion sich befinde. Dass er aber gleichzeitig in diesen beiden, einander aufhebenden Zuständen begriffen sei, ist schlechthin undenkbar.

3) Cohn a. a. O. p. 41.

ten von Helianthemum, Cistus, Opuntia vulgaris, Cereus speciosus und anderer Cacteen. — Die auf Reizung eintretende Verkürzung der letzteren ist eine weit geringere, das reizbare Schwellgewebe ist auf eine weit kürzere, dicht über der Einfügung der Staubfäden in den Blüthenboden belegene Stelle beschränkt, als bei den Centaureaarten. Dass die Mechanik die gleiche sei, geht aus der spreizenden Krümmung der Längshälften gespaltener solcher Filamente und aus dem Umstande hervor, dass dieselben an allen Kanten reizbar sind. Da in den genannten Fällen die Staubfäden in grosser Zahl dichtgedrängt, aber von einander frei stehen, so ist die äussere Erscheinung ihrer Reizung eine etwas andere als bei Compositen. »Die Bewegung dieser Staubfäden geschieht allezeit nach der entgegengesetzten Richtung des ihnen beigebrachten Stosses. . . . Schnellt man z. B. mit einem Bleistift eine Parthie derer von Opuntia auswärts gegen das Blumenblatt hin, so bewegen sie sich einwärts und nähern sich dem Pistill; schnellt man sie einwärts, so bewegen sie sich auswärts und entfernen sich von demselben. Treibt man sie auf die rechte Seite, so begeben sie sich auf die linke, und so umgekehrt. Bringt man ihnen nach einer gewissen Gegend hin einen schiefen Stoss bei, so laufen sie nach eben dieser Linie den entgegengesetzten Weg fort. . . . Kurz, sie lassen sich wie ein Regiment Soldaten kommandiren, und machen alle Wendungen, die man nur immer haben will[1]).

Wird ein Filament von Sparmannia africana gereizt, indem es mit einer feinen Nadelspitze nahe am Grunde berührt wird, so krümmt es sich stets nach der berührten Seite hin. Sticht man in eine Gruppe von Staubblättern hinein, so convergiren von allen Seiten her die Stamina gegen den Ort des Einstichs. Der Ausschlag ist gering, wenn die Berührung an der dem Pistill zugewendeten vorderen Kante, grösser wenn sie an einer der Seitenkanten, am beträchtlichsten, wenn sie am Grunde der den Petalis zugekehrten Rückenfläche des Staubfadens erfolgte. Hier ist das reizbare Gewebe zur Einkrümmung auf Reizung besonders prädisponirt. Insofern als das Schwellgewebe der äusseren Hälfte der Basis des Staubfadens reizbarer ist, als das der inneren Hälfte, stellen diese Filamente einen Uebergang zu der bei den Berberideen bestehenden Vertheilung der reizbaren und nicht reizbaren Schwellgewebe dar. — Auf diesem Verhältniss beruht die von der aller anderen Beobachter abweichende Angabe von Kabsch[2]): die Staubfäden von Helianthemum vulgare seien vor der Reizung steil aufgerichtet, und entfernten sich nach der Reizung vom Pistill, einen minder spitzen Winkel zur Längsachse der Blüthe bildend. Die im minderen Grade vorhandene Fähigkeit der Filamente zur Bewegung seitwärts oder nach Innen wurde übersehen.

Eine schwache Spur ähnlicher Reizbarkeit zeigen junge Wurzeln in den Theilen, die ihr Längenwachsthum soeben beendet haben. Der anatomische Bau derselben stimmt mit dem der Staubfäden darin überein, dass sie unter der passiv gedehnten Epidermis eine dicke cylindermantelförmige Schicht von Schwellgewebe, und in dessen Achse einen passiv gedehnten Gefässbündelstrang einschliessen. Wurden solche Wurzeln (junge Pfahlwurzeln von Keimpflanzen von Pisum sativum, Lepidium sativum, Adventivwurzeln von Chlorophytum Gayanum, Allium Cepa) oberhalb einer mit einer Wasserschicht bedeckten horizontalen Unterlage am oberen Ende befestigt, und am unteren Ende gewaltsam nach einer Seite hin gebeugt, so schnellte nach Aufhören der Beugung die Wurzelspitze zwar zunächst nicht ganz bis auf den früheren Ort zurück, näherte sich dann aber demselben mehr und mehr, und ging nach Verlauf von $^1/_2$ bis einigen Stunden endlich über denselben hinaus, doch nur auf geringe Entfernungen (0,8 bis 5 M.M.)[3]).

Andere Reize, als mechanische Erschütterung, wirken auf die der Einkrümmung auf Schütteln fähigen Organen in nur geringem Grade. Es bedarf etwa 40 kräftiger Entladungen einer Leidener Flasche, um einen Spross von Vitis vinifera zur schwachen Einkrümmung zu bringen. Die Schläge eines Inductions-

1) Koelreuter, 3. Forts. vorläuf. Nachr., p. 131. 2) Bot. Zeit. 1861, p. 358.
3) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1860; Pringsh. Jahrb. 3, p. 91.

apparats mit 3 Dubois'schen Elementen erwiesen sich als wirkungslos[1]). Funken eines Ruhmkorff'schen Apparats, welche durch 0,3 M.M. dicke Glasplatten schlugen, brachten Sprossen von Vitis vinifera und von Lavatera trimestris zur Krümmung. Minder kräftige Entladungen nicht. Noch unempfindlicher gegen elektrische Entladungen erwies sich Ampelopsis hederacea. Etwas reizbarer gegen die Schläge eines Inductionsapparats fand ich die Ranken von Passiflora rubra L. und von Bryonia dioica. Doch musste bei Anwendung zweier Bunsen'schen Elemente die Inductionsrolle völlig aufgeschoben, und es mussten der Ranke mindestens 50 Doppelschläge ertheilt werden, bevor Wirkung sichtbar ward. Ein einziger Oeffnungs- oder Schliessungsschlag blieb wirkungslos. Die Wirkungslosigkeit des constanten Stroms constatirte schon v. Mohl[2]). Empfindlicher sind die gestreckten Ranken von Passifloren, Vicieen, Cucurbitaceen gegen Bestreichung der concaven Seite mit Salz- oder Salpetersäure, mit wässeriger Lösung von Opium und von weissem Arsenik. Sie rollten sich ein, insoweit sie bestrichen worden waren, und streckten sich nach einigen Stunden wieder gerade[3]).

Auf die sensitiven Pflanzen im engeren Sinne wirken auch kleine derartige Reize sehr energisch ein. Mimosa pudica senkt ihre Blattstiele und erhebt ihre Blättchen schon wenn ein erwärmtes (nicht heisses) Stück Metall dem Blatte nur genähert wird (nicht dasselbe berührt), wenn das Sonnenlicht die bis dahin beschattet gewesene Pflanze trifft, oder wenn die im Sonnenschein stehende Pflanze plötzlich beschattet wird, wenn Ammoniakgas an ein Endblättchen tritt (indem eine geöffnete Flasche mit Salmiakgeist unter dasselbe gehalten wird), wenn der Feuchtigkeitsgrad der umgebenden Luft durch Entfernung einer Innen befeuchtet, längere Zeit über die Pflanze gedeckt gewesenen Glasglocke plötzlich sich verringert[4]). Elektrische Entladungen mässiger Intensität durch die Pflanze geleitet, das Brennen oder Abschneiden der Spitze eines Blättchens reizen die Pflanze aufs Heftigste. Der Contact von Gasen oder Flüssigkeiten mit den Schwellgeweben, welche chemische Veränderungen in denselben hervorrufen — wenn auch nur geringe — wirkt als kräftiger Reiz.

Fortleitung des Reizes. Die Wirkung des Reizes beschränkt sich nicht auf die Stelle des reizbaren Organs, dessen Zellmembranen durch den Eingriff von aussen direct eine Dehnung oder Zusammendrückung oder sonstige Aenderung erfuhren. Er pflanzt sich auf die Umgebung der unmittelbar gereizten Stelle fort.

Selbst bei trägerer Reizbarkeit, z. B. derer der Ranken von Bryonia dioïca, kommt diese Fortpflanzung des Reizes dadurch zur Erscheinung, dass nicht nur die unmittelbar berührte Stelle der gestreckten Ranke sich krümmt, sondern dass auf eine oft weite Strecke hin die Einrollung sich fortsetzt. An empfindlicheren sensitiven Organen tritt die Fortpflanzung des Reizes weit anschaulicher hervor. Eine örtliche instantane Berührung hat die Reizung des ganzen reizbaren Organs zur Folge, auch wo die Ausdehnung desselben beträchtlich ist. So bei den Staubfäden der Centaureen. »Das Filament verkürzt sich in seiner ganzen Länge. . . Die Verkürzung beginnt mit dem Momente der Berührung, und schreitet sehr rasch, aber doch nicht augenblicklich, bis zu einem Maximum fort; man kann den Verlauf der Verkürzung, noch mit dem Auge verfolgen. . . . Die Verkürzung erreicht ihr Maximum auch dann, wenn der Reiz nur ein momentaner war; wenn z. B. eine Nadel das Filament nur einen Augenblick berührt,

1) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859; in Pringsh. Jahrb. 2, p. 242.
2) Ranken- und Schlingpflanzen, p. 70. 3) v. Mohl a. a. O. p. 66.
4) Dufay, Mém. acad. des sc. 1736. p. 101, 97.

so zieht sich gleichwohl der Faden bis zur höchsten Verkürzung zusammen. . . . Reizt man dicht unter der Antherenröhre durchschnittene expandirte Staubfäden durch Berührung mit einer Nadel auf der Aussenseite, so sieht man successiv folgende Bewegungen am Filamente vor sich gehen: zuerst beugt sich der Faden nach der Seite hin, an welcher die Berührung stattfand, in diesem Fall also nach aussen; alsdann schlägt er im Bogen nach der entgegengesetzten Seite zurück, also nach innen, und endlich sieht man wellenförmige Beugungen über seine ganze Länge verlaufen. Berührt man dagegen das Filament erst an seiner Innenseite, so beugt es sich erst nach innen, dann nach aussen; zuletzt treten auch hier die Wellenbewegungen ein. Diese verschiedenen Bewegungen sind gewaltsam, schlagend, aber doch in solchem Tempo aufeinanderfolgend, dass man sie bequem unterscheiden kann. Die Erklärung scheint einfach darauf zu beruhen, dass sich der Reiz von der Berührungsstelle langsam nach den übrigen Theilen des reizbaren Gewebes fortpflanzt. Da, wo der Reiz unmittelbar wirkt, veranlasst er augenblickliche Verkürzung der entsprechenden Seite, nnd daher krümmt sich zunächst der Faden nach der Seite hin, von welcher der Reiz kommt. Indem der Reiz sich nun langsam nach der entgegengesetzten Seite fortpflanzt, versetzt er dieselbe in Contraction, während an der zuerst betroffenen Seite die Wirkung des Reizes schon wieder aufhört, und daher krümmt sich das Filament nun zurück. Endlich schreitet die Reizwelle nach den beiden Enden, und veranlasst dadurch eine schlängelnde Bewegung«[1]). Noch deutlicher zeigt Mimosa pudica die Fortleitung empfangener Reize. Sie pflanzen sich hier über die nicht reizbaren Gewebstrecken hinweg fort, welche zwischen die sensitiven Gelenkpolster der Blättchen, Blattabschnitte und Hauptblattstiele eingeschaltet sind. Wirkt auf eines der obersten Blättchen eines der Hauptabschnitte des Blattes ein Reiz von hinreichender Intensität, so erhebt sich nicht nur das betroffene Blättchen, sondern — nach kurzer Zeit — auch das ihm gegenüber stehende. Bald folgt mit der gleichen Bewegung das nächst untere Blättchenpaar, diesem das nächste, und so fort, bis sämmtliche Blättchenpaare des Abschnitts zusammengefaltet sind. Nun erfolgt, nach einer längeren, 12 bis 15 und bisweilen noch mehr Secunden dauernden Pause, die Senkung des Hauptblattstiels, der übrigen Abschnitte des nämlichen Blattes und die Zusammenfaltung der Blättchenpaare desselben. Die Schliessung dieser Blättchen schreitet an den einzelnen Abschnitten von der Basis nach der Spitze vor[2]). War die Reizung sehr energisch, so springt sie auch auf andere Blätter über. Auch eine Verletzung der nicht sensitiven Gewebe der Pflanze, bei welcher jede Erschütterung der reizbaren Theile vermieden wird, kann Reizung der Blattkissen bewirken. Nach Wegschneiden der oberen Hälfte eines Stückes aus der Mittelgegend eines starken kriechenden Seitenastes neigten sich die Stiele der unterhalb der Verwundung stehenden Blätter, ohne dass die Blättchen derselben in Folge dieses Reizes sich schlossen. Sie waren aber für directe Berührung reizbar[3]). Es ist zur Hervorrufung dieser Wirkung nothwendig, dass die Gefässbündel oder das Holz der nicht reizbaren Theile durch den Schnitt getroffen werden. Ein Einschnitt, der nur in das Rindenparenchym eindringt, bleibt einflusslos. Schneidet man in den Stamm einer kräftig vegetirenden Mimosa mit einem scharfen Messer, so zeigt sich, sobald das Messer die Rinde durchzogen und den Holzkörper berührt hat, nach äusserst kurzer Zeit ein plötzliches Herabsinken, zuvörderst der nächsten, dann auch der entfernt stehenden Blattstiele, dem das Zusammenlegen der Blättchen folgt. Blätter, die vertical über oder unter der Wunde stehen, zu denen die von dem Schnitte verletzten Holzbündel unmittelbar verlaufen, senken sich zeitiger, als die übrigen[4]). »Nimmt man das doppeltgefiederte Blatt einer solchen Pflanze, welches ausgebreitet an dem Stängel sitzt, und führt man mit einem sehr scharfen Messer einen Schnitt durch den gemeinschaftlichen Blattstiel, so dass derselbe von der Spitze aus bis nahe der Basis zu vollkommen gespalten wird, so kann man folgende Reactionen an dem Blatte wahrnehmen. Wenn das Messer in die Spitze des gemeinschaftlichen Blattstiels eindringt, so bemerkt man erst dann eine von der Basis nach der

1) Cohn a. a. O. p. 13, 14.
2) Dufay, Mém. de l'acad de Paris 1736, p. 95, zum Theil schon beobachtet von Hooke, Micrographia, London 1667, p. 120. 3) Dufay a. a. O. p. 98. 4) Meyen, Pflanzenphysiol. 3, p. 519.

Spitze fortschreitende Erhebung der Fiederblättchen zweier sich gegenüberstehenden Hauptabschnitte des Blattes, wenn das Messer die Stelle berührt, von welcher aus die (oberhalb des Bewegungsorgangs einzeln getrennt durch den gemeinsamen Blattstiel verlaufenden) Holzbündel zu den beiden gegenüberstehenden Blattabschnitten ausgehen. Schneidet man weiter in den gemeinschaftlichen Blattstiel hinein, so kommt man zu der Stelle, an welcher die Holzbündel zu dem zweiten Paare von Hauptabschnitten des Blattes übergehen, und nun sieht man, dass sich auch an diesem die Fiederblättchen von der Basis aus nach der Spitze zu allmälig zusammenlegen. Zuletzt senkt sich auch der gemeinsame Blattstiel. Die Spaltung des gemeinsamen Blattstiels äussert keinen unmittelbaren Nachtheil auf das Leben des Blattes. Wenn man, nach Wiederausbreitung der Blättchen, die der einen Hälfte desselben reizt, so kann der Reiz nicht unmittelbar auf die der anderen Seite übergehen, sondern er steigt den gemeinschaftlichen Blattstiel entlang bis zum Gelenk herab und kehrt in entgegengesetzter Richtung in die andere Hälfte des Blattes zurück« 1).

Die Fortleitung des Reizes durch die Gefässbündel oder das Holz geht schneller und leichter in der Richtung von oben nach unten vor sich, als in der umgekehrten. Reizt man eines der mittleren Blättchen eines Hauptblattabschnittes, so schliessen sich die Blättchenpaare nach der Basis des Abschnittes hin viel rascher, als die nach seiner Spitze zu, obwohl im letzteren Falle jedes sich erhebende Blättchen auf die Unterseite des nächst oberen drückt, und somit auch mechanisch reizend auf dasselbe wirkt. Dieser einfache Versuch liefert ohne Ausnahme stets dasselbe Ergebniss, dafern er an Pflanzen mittlerer Excitabilität angestellt wird, deren obere Blättchenpaare nicht allzu empfindlich gegen den Druck der sich schliessenden nächstunteren sind. — Dass der Reiz leichter in der Richtung abwärts fortgepflanzt wird, zeigt ferner ein Experiment Dufay's, welches ebenfalls am Sichersten an Pflanzen von nicht allzu hoher Empfindlichkeit angestellt wird: an einem starken horizontal auf dem Boden liegenden Seitenzweige wurde in der Mitte der Länge der Stängel bis auf die Längsachse verwundet. Die Blätter unterhalb der Verwundungsstelle wurden gereizt, die oberhalb derselben nicht 2).

Die Fortleitung des Reizes erklärt sich durch den Nachweis, dass die reizbaren Membranen bei der Reizung einen Theil des imbibirten Wassers verlieren. Die durch den Reiz an einer bestimmten Stelle der Membran verursachte Aenderung der Capacität derselben für Wasser, die Ausscheidung von Flüssigkeit und die örtliche Aenderung des Spannungszustands der Gewebe wirken störend auf das labile Gleichgewicht der Wasser- und Membranenmolecüle in der nächsten Umgebung der Reizstelle; auch hier ändert sich die Imbibitionsfähigkeit der Membran, und so in immer weiterer Ferne, wenn auch der Anstoss bei Fortrücken vom Reizungspunkte durch Reibung immer mehr an Intensität abnehmen muss, bis er erlischt. Die Fortpflanzung des Reizes über weite Strecken in den Gefäss- und Holzbündeln wird verständlich durch die Erwägung, dass die Membranen der Holz- und Gefässzellen unter allen pflanzlichen Membranen die grösste Leitungsfähigkeit für Wasser haben, wie denn ganz vorwiegend in ihnen durch moleculare Attraction das von den Wurzeln aufgenommene Wasser sich fortbewegt, welches die von den oberirdischen Theilen durch Verdunstung verlorene Feuchtigkeit ersetzt. Bei Verwundung des Holzes einer kräftig vegetirenden Mimosa tritt aus der Wunde sofort ein Tropfen Flüssigkeit hervor. Der Wasserverlust muss sich, je nach seiner Grösse, in allen benachbarten Geweben bis auf geringere oder weitere Ferne mittelbar fühlbar machen, indem von Membran zu Membran, von Zellhöhle zu Zellhöhle schrittweis das gestörte Gleichgewicht sich herzustellen sucht. War die Störung hinreichend beträchtlich, so erreicht sie benachbarte Bewegungsorgane.

1) Meyen a. a. O. p. 538. 2) Dufay a. a. O. p. 98.

Das Maximum der durch den Reiz bewirkten Form- und Richtungsänderung pflanzlicher Organe tritt nicht unmittelbar nach der Reizung ein, sondern nach Verlauf einer gewissen, wenn auch oft sehr kurzen Zeit, eben weil die Erreichung dieses Maximum der Wirkung von der Fortleitung des Reizes bis zu den äussersten von ihm erreichbaren Gränzen abhängt. An wenig umfangreichen und dabei sehr empfindlichen reizbaren Organen, z. B. den Staubfäden von Berberis, ist jene Frist für die gewöhnliche Beobachtung unmessbar kurz. Bei reizbaren Ranken beträgt sie oft 2—3 Minuten. Sichtlich äussert sich dabei die Wirkung des Reizes in den ersten Zeitabschnitten minder rasch, als in späteren, um weiterhin wieder langsamer zu verlaufen, endlich zu erlöschen. Auch bei der Senkung der Blattstiele wenig empfindlicher Individuen der Mimosa pudica ist der gleiche Gang der Bewegung direct wahrnehmbar. Der Natur des Vorganges nach darf es als selbstverständlich bezeichnet werden, dass die Anwendung des Myographion allerwärts die nämliche Erscheinung zeigen würde. Denn der von einem bestimmten Punkte ausgehende Einfluss des Reizes verbreitet sich in geometrischer Progression, rasch anwachsend, und nimmt dann durch die Gegenwirkung des Widerstandes in arithmetischer Progression ab.

Wiederherstellung der Reizbarkeit nach transitorischer Reizung. Unmittelbar nach Eintritt des Zustandes grösster Erschlaffung vorübergehend gereizter Schwellgewebe beginnt die Wiederzunahme des Ausdehnungsstrebens der Membranen derselben. Das Maximum der Expansion wird von verschiedenen reizbaren Gewächsen in sehr verschiedenen Fristen wieder erlangt. Bei den Staubfäden von Berberis unter günstigsten Umständen in etwa 3, bei den Blattkissen von Mimosa in etwa 6 Minuten; nach Verlauf ungefähr einer Stunde von den Blättern der Dionaea muscipula, den Filamenten der Centaureen, bei den durch Schütteln eingekrümmten Sprossen von Vitis vinifera. Die Wiederzunahme der Expansion ist in den ersten Zeitabschnitten rascher, als in den folgenden. Beobachtet an Centaureen[1]), an den Blattstielen von Mimosa, den Staubfäden von Berberis (von mir).

Wird ein gereizt gewesenes Schwellgewebe nach erfolgter Wiedererlangung seines Expansionsstrebens aufs Neue gereizt, und wird dieses Verfahren mehrfach wiederholt, so wird die Reizbarkeit desselben verringert; jeder neue Reiz bewirkt eine geringere relative Erschlaffung des Gewebes. Zugleich nimmt die Ausdehnungsfähigkeit absolut ab; sie erreicht nach jeder neuen Reizung ein geringeres Maass, das Gewebe schwillt bei der Wiederausdehnung zu geringerem Volumen auf als zuvor. Am deutlichsten zeigt sich das an saftreichen, auf Erschütterung sich beugenden Organen, die nicht sensitiv im engeren Sinne sind. Die Fähigkeit der Sprossen von Vitis vinifera, sich nach Schütteln zu krümmen, nimmt bei öfterer Wiederholung des Versuches an dem nämlichen Sprosse rasch ab. Nach 5—6maliger Wiederholung wird sie Null[2]). Die Verminderung des Expansionsstrebens der Schwellgewebe bekundet sich in einer höchst auffälligen Verlangsamung und Verringerung des Längenwachsthumes oft erschütterter Sprossen; einer Verringerung, die bereits Knight auffiel[3]) und deren Bedeutsamkeit

1) Cohn, contractile Gewebe, p. 15.
2) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859; Pringsh. Jahrb. 2, p. 248.
3) Knight in philos. transact. 1803, 1811; horticult. transact. 4, p. 2. Knight schreibt die

für den gedrungenen Wuchs von Bäumen, die der Einwirkung der Luftströmungen besonders ausgesetzt sind, er mit Recht nachdrücklich hervorhebt. — Auch bei der Wiederausdehnung gereizt gewesener Staubfäden von Centaureen tritt die Erscheinung hervor, dass die Wiederzunahme der Länge nach jeder neuen auf Reizung erfolgten Verkürzung das vor der Reizung erlangte Maass nicht wieder erreicht[1]).

Wenn ein Reiz, der die Bewegung eines im engeren Sinne sensitiven Organs veranlasste, stetig fortdauert, so tritt dessen ungeachtet nach einiger Zeit die Wiederzunahme der Spannung des erschlafften reizbaren Gewebes ein. Die frühere Form und Richtung des sensitiven Organs wird wiederhergestellt, trotz dem, dass der Einfluss, welcher die Bewegung hervorrief, fort und fort besteht. Das reizbare Gewebe gewöhnt sich an den Reiz. Desfontaines beobachtete an einer Pflanze der Mimosa pudica, die er mit sich im Wagen führte, dass sie durch die Erschütterung beim Rollen des Wagens anfänglich die Blättchen schloss, endlich aber, trotz der fortdauernden Erschütterung, ihre Blätter aufrichtete, die Blättchen wieder öffnete und in diesem Zustande verblieb[2]). — Höchst deutlich tritt dieselbe Erscheinung bei der Reizung der Mimosa durch die Schläge eines Inductionsapparats hervor. Wenn ich ein Blatt in der Weise reize, dass ich das Ende eines sehr dünnen schraubenlinig gerollten Platindraths durch ein oberstes Blättchen steche und zur Schlinge flechte, einen anderen solchen Drath etwas unter dem Blatt in den Stängel steche (beide Dräthe stehen mit den Polen eines Inductionsapparats in Verbindung), und nachdem das Blatt von der mechanischen Reizung sich erholt hat, Schläge durchleite, deren Intensität eben nur gross genug ist, um die Blättchen zum Schliessen, das Blatt zum Sinken zu bringen, so erholt sich das Blatt, bei Fortdauer der Schläge, die so schnell aufeinander folgen, dass das rasch wiederholte Anschlagen des Hammers einen musikalischen Ton giebt, schon nach 10—15 Minuten. Bei Unterbrechung des Stroms tritt bisweilen neue Reizung ein: häufiger nicht; für Berührung ist das Blattkissen auch während der Fortdauer der Schläge empfindlich. Plötzliche Steigerung der Intensität der Schläge (durch Heraufschieben der Inductionsrolle) wirkt ebenfalls als neuer Reiz.

Vorübergehende Starrezustände reizbarer Organe. Die Reizbarkeit sensitiver Gewebe wird durch eine Reihe äusserer Einflüsse vorübergehend aufgehoben, die im Allgemeinen mit denen identisch sind, welche die Bewegungserscheinungen fliessenden Protoplasmas während ihrer Dauer zum Stillstand bringen. Die Reizbarkeit besteht nur, solange das sensitive Organ einen bestimmten Gehalt an Wasser besitzt, dessen obere und untere Gränzen übrigens ziemlich weit auseinander liegen. Wird dieser Wassergehalt überschritten, oder wird das Organ wasserärmer, als das Minimum jenes Gehalts erlaubt, so erlischt die Reizbarkeit, aber nicht sofort das Leben des Organs. Seine Reizbarkeit stellt sich wieder her, wenn nach Verlauf selbst eines meist ziemlich langen Zeitraumes das überschüssige Wasser ihm entzogen, oder das fehlende hinzugeführt wird.

Erscheinung vermehrter Holzbildung zu. Dies ist nicht zutreffend, denn sie tritt in kurzen Fristen, und an höchst jugendlichen, noch kein Holz enthaltenden Organen ein.

1) Cohn, contractile Gewebe, p. 17.

2) In allen Lehrbüchern ist dieser Beobachtung gedacht, z. B. bei Treviranus, Physiol. 2, p. 764; die Quelle konnte ich nicht ausfindig machen.

Wird auf die Wundfläche eines Blattkissens von Mimosa pudica, von dessen oberer Hälfte ein Stück weggeschnitten wurde, sofort nach der Operation, noch ehe die durch die Verletzung geübte Reizung sich ausgleichen konnte, ein Wassertropfen gebracht, so richtet sich der Blattstiel augenblicklich auf, an den Stängel sich andrückend. So lange jener Wassertropfen nicht völlig verdunstet, ist das operirte Kissen nicht reizbar. Wird er von Zeit zu Zeit erneuert, so kann dieser Zustand der Unempfindlichkeit eine längere Frist hindurch erhalten werden. Trocknet der Tropfen aber ab, so stellt sich einige Minuten nachher die Reizbarkeit des Kissens wieder her. — Die Fähigkeit der Staubfäden von Centaureen, nach Berührung sich plötzlich zusammenzuziehen, verschwindet nach Eintauchen derselben in Wasser fast augenblicklich [1]. — Umgekehrt geräth die Mimosa pudica in eine Trockenstarre, wenn sie stark verdunstet, während die Wurzeln nicht genug Wasser zum Ersatz aus dem Boden aufnehmen. »Wird die Erde sehr trocken, so tritt eine fast absolute Starrheit ein; sich selbst überlassen, stellen sich die Hauptstiele horizontal, die Blättchen breiten sich halb oder ganz aus, heftige Schläge und Erschütterungen bewirken kein Sinken der Stiele. Diese durch Wassermangel entstandene Starrheit wird binnen 2—3 Stunden gelöst, wenn man die Erde begiesst. Die Trockenstarre ist nicht etwa mit Welkheit zu verwechseln, obwohl sich diese später natürlich auch einfindet.« Bei der Welkheit werden die Blattgelenke völlig schlaff [2].

Sinkt die Temperatur unter ein (für verschiedene Pflanzen sehr verschiedenes) Minimum, oder überschreitet sie ein Maximum, so wird die Reizbarkeit sensitiver Organe aufgehoben, ohne dass das Leben der Pflanze beeinträchtigt würde. Bei Mimosa pudica liegt jenes Minimum bei etwa + 15° C. [3], dieses Maximum bei etwa 40° C. Es bedarf der längeren, beiläufig einstündigen Einwirkung eines der Temperaturextreme, um die Wärme- oder Kältestarre herbeizuführen. Eine Temperatur von 45° C. bringt schon nach $\frac{1}{2}$ Stunde, eine solche von 50° C. in sehr kurzer Zeit die vorübergehende Wärmestarre hervor. Sowohl im Tageslichte, als im Dunkeln geht bei mittleren Temperaturen der Starrezustand in den reizbaren wieder über [4]. In Wasser tritt die Wärme- oder Kältestarre der Mimosa viel rascher, und bei minder extremen Temperaturen ein als in Luft [5].

Bei längerer, mehrtägiger Entziehung des Tageslichts tritt an sensitiven Pflanzen (Mimosa pudica, Oxalis) ebenfalls ein Starrezustand ein, welcher bei andauernder Beleuchtung in den reizbaren Zustand wieder übergeführt wird [6].

Entziehung der atmosphärischen Luft, oder Ersetzung derselben durch ein andres Gas oder Gasgemenge vernichten ebenfalls die Reizbarkeit — vorübergehend, dafern der Aufenthalt der Pflanze in dem ihr nicht angepressten Medium nicht allzu lange dauert.

Wird eine ganze Pflanze von Mimosa pudica 30 Stunden lang unter Wasser gehalten, so büsst sie die Reizbarkeit ein [7]. Ebenso im luftverdünnten Raume [8]. In stark luftverdünntem Raume sind die Staubfäden der Berberiden, Centaureen, Helianthemeen unempfindlich [9]. Die Reizbarkeit wird unterbrochen durch Aufenthalt in einer Atmosphäre von Kohlensäure (fast momentan), von Stickstoff oder Wasserstoff (nach 10—15 Minuten), von Sauerstoff (nach $\frac{1}{2}$—1 Stunde [10]).

Einige narkotische und betäubende Substanzen bringen die Reizbarkeit sensitiver Organe vorübergehend zum Erlöschen, wenn sie in sehr geringer Menge mit denselben in Berührung

1) Cohn, contractile Gewebe, p. 20. 2) Sachs in Flora 1863, p. 500.
3) Sachs a. a. O. p. 452. — Anders habe ich es nie gefunden. Wie Dutrochet zu der Angabe kommt (Mém. 1, p. 552) sie sei bei 8,75° C. noch empfindlich, ist mir völlig unbegreiflich.
4) Sachs a. a. O. p. 452—457. 5) Derselbe a. a. O. p. 459. 6) Derselbe a. a. O. p. 464.
7) Dufay a. a. O. p. 100. 8) Dutrochet, Mém. 2, p. 563.
9) Kabsch in Bot. Zeit. 1862, p. 342, 344. 10) Derselbe a. a. O. p. 346.

treten. So Opiumtinctur, in kleinen Tropfen auf die Blattkissen von Mimosa aufgetragen[1]). Wird ein Tropfen Chloroform auf das obere Ende des gemeinsamen Blattstiels der Mimosa pudica gebracht, so senkt sich dieser nebst den Hauptabschnitten des Blattes sofort, und die Blättchenpaare schliessen sich. Die Reizung geht nach einigen Minuten successiv auch auf die tiefer stehenden Blätter desselben Stammes über. Erst nach längerer Zeit öffnen die Blättchen sich wieder. Dann aber sind sie für Berührung fast unempfindlich. So bleiben sie ziemlich lange; erst nach einigen Stunden erlangen sie die Reizbarkeit wieder. Wiederholung des Betupfens mit Chloroform vernichtet die Reizbarkeit bis zum nächsten Tage; oft tödtet es die Pflanze. Schwefeläther wirkt ähnlich, doch minder energisch[2]). Noch vollständiger und auf längere Zeit wird die Reizbarkeit der Pflanze durch Einbringen unter eine Chloroformdampf enthaltende Glasglocke aufgehoben. Doch hält es nicht leicht, dabei das richtige Maass der Einwirkung zu treffen, welches die Reizbarkeit lähmt, ohne das Leben der Pflanze zu gefährden. Gewöhnlich verderben die Versuchspflanzen nach dem Experimente, ohne ihre Reizbarkeit wieder gewonnen zu haben. Etwa 24 Stunden lang stehen sie straff, anscheinend frisch, für Reiz unempfindlich da, dann beginnen sie zu welken, endlich verdorren sie.

Alle die Mittel, welche vorübergehende Aufhebung der Reizbarkeit hervorbringen, führen bei intensiver oder länger fortgesetzter Einwirkung den Tod der Pflanze herbei. Die Sistirung der Reizbarkeit durch dieselben darf aufgefasst werden als der leichte Eingriff einer Schädlichkeit, welche bei stärkerer Wirkung die Molecularstructur der reizbaren Membranen in nicht mehr auszugleichender Weise stört und ändert. — Soweit die wenig zahlreichen Beobachtungen reichen, die ich an Blattkissen von Mimosa pudica über den Zustand der Straffheit vorübergehend (durch Chloroform oder niedere Temperatur) gelähmter Bewegungsorgane anstellte, sind dieselben während der Lähmung minder straff, als vor und nach derselben: der Winkel, welchen ein und dasselbe Blatt mit dem Stamme bildet, der mit der Spitze nach unten gedreht wurde, ist während des gelähmten Zustands spitzer, als vor dem Eintritt der Lähmung und nach der Wiedererlangung des reizbaren Zustandes.

Zwei bis jetzt vereinzelt dastehende Erfahrungen über die Einwirkung von Inductionsströmen auf reizbare Organe bedürfen noch der Erwähnung. Werden die Schläge eines Inductionsapparats durch eine Pflanze von Stylidium adnatum so geleitet, dass die Blüthen von den Strömen nicht unmittelbar getroffen werden, so werden die Griffelsäulen, ohne zuvor eine Reizbewegung ausgeführt zu haben, während der Dauer des Stromes und noch auf etwa $1/4$ Stunde nachher für mechanische Reize unempfindlich. Späterhin werden sie wieder reizbar. — Werden knospende Blüthen einer Inflorescenz desselben Stylidium in den Strömen getroffen, so entwickeln sie sich im Uebrigen normal weiter; aber die Griffelsäulen sind nach voller Entfaltung nicht mehr reizbar[3]).

---

1) Schübler, Unters. üb. die Einw. versch. Stoffe 1826, p. 14.
2) Marcet in Arch. de Genève 9, 1848, p. 204.
3) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 358.

§ 38.

Spontane periodische Aenderungen der Spannung von Zellmembranen.

Bei sehr vielen Pflanzen treten spontan, auch unter sich gleich bleibenden äusseren Verhältnissen zeitweilig wiederkehrende Zu- oder Abnahmen der Spannung bestimmter Gewebmassen ein, welche Schwankungen des Maasses der Spannungen, Aenderungen der Formen und Richtungen von Pflanzenorganen nach sich ziehen. Die Erscheinung ist sehr wahrscheinlich eben so allgemein, wie die Reizbarkeit lebendiger Zellmembranen. Die spontanen periodischen Aenderungen der Gewebespannung werden aber vielfach verdeckt durch das Ueberwiegen heliotropischer oder geocentrischer Richtungsänderungen von Organen; sie treten nur da ohne weiteres Zuthuen auffällig hervor, wo bedeutende Schwankungen der Gewebespannung in kürzeren Fristen stattfinden. Nur dann kommen diese periodischen Aenderungen zu Stande, wenn die Pflanze in kräftigster Vegetation sich befindet. Es bedarf des Vorhandenseins der günstigsten Vegetationsbedingungen, der Einwirkung einer Beleuchtung von hinreichender Intensität während mindestens der einen Hälfte des Tages, einer Temperatur von gehöriger Höhe, reichlicher Wasserzufuhr, um sie überhaupt eintreten zu lassen. Die Dauer der Perioden, innerhalb deren eine Hin- und Herschwankung der Gewebespannung ablauft, ist für verschiedene Pflanzen und Organe sehr ungleich; in manchen Fällen wenige Minuten, in anderen weit längere Zeit, bis zu 24 Stunden betragend.

Auch die periodischen Aenderungen der Gewebespannung werden zunächst von Aenderungen des Ausdehnungsstrebens von Zellhäuten bedingt. Dies ergiebt sich nicht allein aus der Erscheinung, dass die meisten leicht reizbaren Organe auch spontane periodische Bewegungen zeigen, welche ihren Sitz in denselben Gewebemassen haben, durch deren Schwellungen und Erschlaffungen die Reizbewegungen vermittelt werden (vergleiche weiter unten), sondern auch und in noch überzeugenderer Weise aus dem anatomischen Baue der einfachst organisirten Gewächse, welche periodische Bewegungen zeigen. Die Oscillatorieen sind Fadenalgen, deren einzelne Individuen einfache Zellreihen darstellen. Die Zellen haben bei allen hieher gehörigen, durch hinreichende Grösse der Organe eine genauere Untersuchung zulassenden Formen feste elastische Seitenwände; bei grösseren Arten (wie Oscillaria princeps Vauch. z. B. auch eben solche Querscheidewände zwischen den einzelnen Zellen. Die Fäden haben schraubenlinige Form; die einer Schraube mit zahlreichen, engen Windungen z. B. bei Spirulina, die einer langgezogenen Schraube mit $\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ Windungen bei Oscillaria, Phormidium u. A. Die Wendung der Schraubenlinie ist beständig links. Freischwimmende Fäden bewegen sich, unter andauernder Linksdrehung, um die eigene Achse, eine Strecke weit nach der einen Richtung; dann setzt nach kurzem Stillstande die Bewegung in die entgegengesetzte um, und so fort in stetem Wechsel — bei verschiedenen Arten in sehr ungleich langen Fristen und mit ungleicher Schnelligkeit. Fäden, die nur $\frac{1}{2}$ bis 1 Umlauf einer offenen Schraube bilden, machen durch die das Fortrücken begleitende Achsendrehung den Eindruck

pendelartigen Hin- und Herschwingens; so auch an einem Ende eingeklemmte Fäden. Stösst der Faden auf ein Hinderniss seines Fortrückens, so krümmt und beugt er sich in verschiedenartiger Weise, bisweilen zu völligen Schlingen[1]). Die mikroskopische Untersuchung auch der grössten beweglichen Oscillarieen zeigt durchaus keine besonderen Bewegungsorgane (schwingende Wimpern u. dgl.), keine sichtbaren Verschiedenheiten der Structur der Seitenwände. (Bisweilen sieht man, bei Zusatz feinvertheilter gepulverter Substanz zum Wasser, der Aussenseite von Oscillarienfäden streckenweise an schraubenlinig verlaufenden Streifen feste Partikel sich reihenweise anheften, und zwar in linkswendigen Schraubenlinien, doch ist diese Erscheinung nicht eben häufig). Die Bewegungen müssen zu Stande kommen durch abwechselnde Verkürzungen schraubenliniger Längsstreifen des Fadens und Verlängerungen anderer solcher, den sich verkürzenden paralleler Längsstreifen. Die Fäden sind einfache Zellreihen; der Druck unter welchem der flüssige Inhalt der Zellen steht, ist als ein hydrostatischer nothwendig allseitig gleichmässig. Somit können jene Verkürzungen und Verlängerungen bestimmter Längsstreifen der Fäden nur in den Seitenflächen der Membranen der Zellen ihren Sitz haben. Ein periodisches Anwachsen und Wiedernachlassen des Expansionsstrebens innerhalb umgränzter Stellen der Membranen muss es sein, welches die Bewegungen der Oscillarien vermittelt[2]).

Eine der verbreitetsten, auf periodischen Aenderungen der Gewebespannung beruhenden Bewegungserscheinungen von Pflanzen ist die Nutation[3]) eingekrümmter Enden wachsender Sprossen. Sehr viele in der Entfaltung begriffene Enden von vegetativen wie von blüthentragenden Achsen zeigen eine Krümmung; manche nur eine leichte Beugung seitwärts (z. B. die Stiele der Blüthenköpfe von Pyrethrum caucasicum, Helianthus annuus, die Hauptachse der Gesammtinflorescenz von Scorzonera hispanica, Nothoscordon fragrans, vieler Gräser); bei vielen ist die Beugung bis zur hakenförmigen Einkrümmung gesteigert (z. B. Laubsprosse von Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea, der Arten von Corylus; Achsen der Inflorescenzen von Corydalis cava, Funkia coerulea, Sedum reflexum, Stiele der Blüthenköpfe des Acroclinium roseum, Allium rotundum). Die Richtungen dieser Krümmungen sind veränderlich. Die Sprossenden sind successiv nach verschiedenen Richtungen der Windrose geneigt und diese Richtungsänderungen treten ein vermöge Schwankungen der Gewebespannung, welche auch dann stattfinden, wenn die Pflanze unter gleichbleibenden Verhältnissen, z. B. in constanter Temperatur und tiefer Finsterniss sich befindet. Die Fähigkeit der Achsenenden zur Nutation ist auf einen bestimmten, meist rasch vorübergehenden Entwickelungszustand beschränkt. An wachsenden Sprossenden ist die nutirende Stelle in stetem Vorrücken nach der Spitze hin begriffen. Die jüngsten Internodien nehmen an der Nutation ebenso wenig Theil, als diejenigen, welche ein bestimmtes Alter erreicht haben.

---

1) Nägeli, Beitr. z. Bot. 2, p. 89; Cohn in N. A. A. C. L. 24, pars 1, Tf. 15.

2) Wie bereits 1850 durch v. Mohl ausgesprochen wurde: v. Mohl in Wagner's Handwörterb. d. Physiol. 4, p. 294.

3) Dieser Ausdruck wurde früherhin sowohl für positiv heliotropische Krümmungen, als für die oben besprochenen, bisher wenig beachteten Richtungsänderungen gebraucht; vergl. De Candolle, Physiol. 2, p. 843.

Diese Krümmungsrichtungen werden vielfach durch einseitige Beleuchtung, durch die Schwerkraft, bei den Gräsern selbst durch die Richtung des Windes beeinflusst; bei verschiedenen Pflanzen in sehr verschiedenem Grade. Die Zweigenden von Ampelopsis hederacea z. B. sind ausnahmslos in einer Ebene gekrümmt, welche die Achse des Sprosses und die Lothlinie in sich aufnimmt; sehr häufig ist das umgebogene Ende des Sprosses über die Lothlinie hinaus gebeugt; einwärts, dem schräg aufsteigenden älteren Sprossstück annähernd parallel gerichtet. Werden solche Sprossenden in dem, zur Demonstration des Knight'schen Versuchs dienenden Rotationsapparat mit der Convexität der Krümmung nach aussen gerichtet aufgestellt, so gleicht bei einer Drehungsgeschwindigkeit von 2 Umläufen in der Secunde die Krümmung nach 3—4 Stunden sich fast vollständig aus. Steht die Rotationsachse horizontal, und wirkt einseitige Beleuchtung auf den Apparat, so behalten die Sprossenden eine mässige, gegen den Lichtquell convexe Krümmung. Es leuchtet ein, dass die Incurvation dieser Sprossenden in erster Linie von der Schwerkraft, in zweiter von negativem Heliotropismus bedingt wird, dessen Wirkung, zu derjenigen der Schwerkraft hinzutretend, das passiv in die Lothlinie herabgesunkene Sprossende noch über diese hinauskrümmt. Die Nutation wird dadurch gänzlich verdeckt. Werden solche Sprossenden aber in Finsterniss, und mit dem älteren Stücke der Achse senkrecht aufwärts aufgestellt, so ändert sich der Winkel, welchen die Einkrümmungsebene mit der des Meridians bildet, in aufeinanderfolgenden Zeiträumen. Andere übergeneigte Sprossenden werden durch einseitig intensivere Beleuchtung in ihrer Richtung vorwiegend bestimmt Die Inflorescenzen von Nothoscordon fragrans sind stets nach der Seite stärkster Beleuchtung übergebogen, bei freiem Stande und heiterem Himmel sämmtlich genau der Sonne zugewendet. In der Mehrzahl der Fälle überwiegen aber die spontanen, der Pflanze selbst innewohnenden Aenderungen der Gewebespannung bis zu einem gewissen Grade diejenigen, welche durch äussere Einflüsse, insbesondere durch die Insolation, hervorgebracht werden. Auch bei einseitiger Beleuchtung vollziehen die übergeneigten Sprossen Richtungsänderungen, bei denen sie den Winkel mit der durch die Richtung intensivster Beleuchtung gelegten Verticalebene bald verkleinern, bald vergrössern, bald in jene Ebene ein- und bald aus ihr wieder heraustreten. Nur in seltenen und vereinzelten Fällen ist bei nichtwindenden und nichtrankenden Gewächsen während der Tageszeit die Hinwegwendung des geneigten Sprossendes von der Lichtquelle so beträchtlich, dass dasselbe einen vollen Halbkreis beschreibt, den Lichtstrahlen die convexe Seite zuwendend. Geschieht dies, so erfolgt gemeinhin sehr bald ein völliges Ueberschlagen der Sprossspitze, die dann ihre concave Seite dem Lichte zukehrt. So betrug z. B. der Winkel des seitwärts geneigten oberen Theils einer Inflorescenz von Umbilicus horizontalis DeC. mit der Verticalebene stärkster seitlicher Beleuchtung am 9. Mai

7 Uhr a. m.	165°
8 „ „ „	178°
9 „ „ „	0°
9 „ 30 min.	333°
2 „ p. m.	220°
3 „ „ „	200°
3 „ 45 min.	180°
5 „	170°
6 „	10°

Aehnliche Erscheinungen zeigen überhängende Blüthenköpfe von Helianthus annuus, Pyrethrum caucasicum.

In voller Reinheit tritt der Vorgang hervor, wenn die überhängenden Sprossenden in tiefer Dunkelheit ihre Richtungen ändern. Es zeigt sich dann, dass ein und dasselbe Object mit seiner Extremität eine Zeit lang rechtsumläufige Spiralen beschreibt, die dann plötzlich in linksumläufige umsetzen oder umgekehrt, dass die Dauer der Perioden, während denen die nämliche Richtung der Umläufe eingehalten wird, für dasselbe Object wie für verschiedene Objecte ähnlicher Art eine sehr ungleiche ist, und dass auch die Geschwindigkeiten, mit welchen die seitlichen Ablenkungen vor sich gehen, in verschiedenen Zeitabschnitten sehr verschiedene sind. So betrugen (um aus vielen Beispielen einige hervorzuheben) die Winkel,

welche eine Anzahl gleichzeitig in einem finsteren Schranke aufgestellter Blüthenkopfstiele von Pyrethrum caucasicum mit derjenigen Ebene machten, in welcher die Stiele bei Anfang des Versuches gekrümmt waren:

	I.	II.	III.	IV.	V.
45 Min. nach Beginn des Versuchs	40°	0°	40°	76°	250°
nach weiteren 45 Min.	60°	0°	55°	80°	180°
,, ,, — ,,	80°	0°	90°	65°	135°
,, ,, 12 Std.[1])	90°	350°	64°	50°	138°
,, ,, 45 Min.	96°	345°	50°	80°	120°
,, ,, 45 ,,	90°	105°	80°	0°	295°
,, ,, 45 ,,	90°	85°	95°	355°	300°.

Die Aenderungen der Richtungen der seitlich geneigten Sprossenden beruht darauf, dass in einem gegebenen Zeitraume das Gewebe einer bestimmten Kante des Sprosses das stärkste Ausdehnungsstreben besitzt, und dass in auf einander folgenden Zeiträumen dieses Ueberwiegen des Ausdehnungsstrebens an verschiedenen Kanten des Sprosses statt findet. Diejenige Kante, deren Expansion die beträchtlichste ist, wird convex, die ihr gegenüberliegende concav. Nach einiger Zeit wird die Expansion des Gewebes einer anderen Stängelkante grösser als diejenige der bisher convexen; dann wird die nunmehr im stärksten Dehnungsstreben begriffene Kante stärkst convex, die zuvor convex gewesene minder convex, gerade (als Seitenkante) oder concav. Das seitlich gewendete Stängelende ändert dadurch seine Richtung, indem es mit seiner Spitze den Bogen eines Kreises oder einer Ellipse beschreibt, welche Ellipse so lang gezogen sein kann, dass der von dem Stängelende zurückgelegte Weg einer geraden Linie sich nähert. Es findet bei diesen Vorgängen keine Torsion des Stängels statt. Vorspringende Längsleisten der Aussenfläche desselben (wie sie z. B. bei Pyrethrum caucasicum sich finden) oder mit Farbe dem Stängel aufgetragene, der Achse desselben parallele Linien bleiben gerade. — Die Nutation dauert in allen genauer darauf untersuchten Fällen nur so lange an, als das in ihr begriffene Organ noch in die Länge wächst. Während der Richtungsänderungen des übergeneigten Sprossstücks verlängern sich alle Kanten desselben.

Die eben gemachte Angabe über die Mechanik der Nutation bezieht sich nur auf das Aeusserliche der Erscheinung. Da alle Kanten des seine Richtungen ändernden Organs sich verlängern, so kann die Richtungsänderung zwar nur auf relativ stärkster Verlängerung der jeweilig convexen Kante beruhen. Diese stärkere Verlängerung kann aber begründet sein in einer Steigerung der Dehnbarkeit der zur betreffenden Stängelkante gehörigen passiv gedehnten Gewebe, oder in einer absoluten Steigerung der Expansion ihrer Schwellgewebe, oder endlich in einer relativen Steigerung dieser Expansion, welche in der convex werdenden Kante etwas zunimmt, in den zuvor convex gewesenen etwas abnimmt. Gegen die erste dieser drei Möglichkeiten spricht von vorn herein der Umstand, dass die Spannungsdifferenzen zwischen passiv gedehnten und zwischen Schwellgeweben in den nutirenden Organen sehr häufig nur äusserst gering sind. Spaltet man die Krümmungsstelle von Inflorescenzachsen des Sedum reflexum, Allium rotundum durch einen auf der Krümmungsebene senkrechten Längsschnitt, so klaffen die Hälften kaum. Auch die Epidermis für sich ist nur wenig gespannt. Die Prüfung jener Hypothese durch das Experiment hat grosse praktische Schwierigkeit: es ist kaum möglich, Längsstreifen passiv gedehnter Gewebe von so durchwegs gleichem Querschnitte herzustellen, dass aus der Vergleichung der Dehnung, welche sie durch ein angehängtes Gewicht erfahren, mit Sicherheit ein verschiedenes Maass ihrer Dehnbarkeit erschlossen werden könnte. — Die zweite jener Voraussetzungen würde bedingen, dass mit der Dauer der Nutationsbewegungen die Steifig-

1) Die Nacht liegt zwischen diesen und den vorigen Beobachtungen.

keit der gekrümmten Theile stetig zunähme. Dies ist nicht der Fall. Bestimmt man diese Steifigkeit durch Ermittelung der Differenz der Bögen, in welchen sich das nutirende Sprossstück bei horizontaler Stellung der Bogensehne dann krümmt, wenn die convexe Kante erst nach oben, sodann nach unten gewendet wird, so erhält man zwar zu verschiedenen Zeiten verschiedene (bei Pyrethrum caucasicum z. B. zwischen 30° und 50° schwankende) Werthe; aber häufig wächst diese Differenz, der Ausdruck relativer Schlaffheit des Sprossstücks, mit der Dauer der Nutation. Eine stetige Abnahme der Differenz tritt erst dann ein, wenn im letzten Zeitabschnitte der Nutation die Aufrichtung des bis dahin gebeugten Stängelendes beginnt, vermittelt durch die rasche Steigerung der Widerstandsfähigkeit der (verholzenden) passiv gedehnten Gefäss- und Holzbündel. — Zu Gunsten der dritten Möglichkeit spricht dagegen folgende Beobachtung. Wird aus der eingekrümmten Stelle eine Inflorescenzachse von Sedum reflexum, Allium rotundum durch zwei der Einkrümmungsebene parallele Schnitte eine Mittellamelle isolirt, und die Krümmung derselben durch Nachzeichnen des Umrisses auf Papier aufgetragen; wird dann durch Führung eines halbirenden Längsschnitts senkrecht auf die Schnittflächen des Präparats dasselbe in eine concave und eine convexe Längshälfte zerlegt, so zeigt die erstere eine geringe, auf dem Freiwerden der zwischen dem centralen und dem peripherischen Gewebe bestehenden Spannung beruhende Steigerung der Incurvation. Die convexe Längshälfte des Präparats zeigt aber keine entsprechende Verminderung ihrer Krümmung, vielmehr sehr oft eine merkliche Zunahme derselben. Hieraus geht hervor, dass die zeitweilig obere Längshälfte des Organs in einem Zustand gesteigerter Expansion ist; dass insbesondere das Rindengewebe in einem Dehnungsstreben sich befindet, welches dem des Markes mindestens gleichkommt, oft es übertrifft. Im unverletzten Sprosse hat dieses Dehnungsstreben das antagonistisch wirkende sämmtliche Schwellgewebe der concaven Stängelhälfte zu überwinden; nach der Entfernung dieser Gewebe aber nur noch dasjenige der zunächst der Schnittfläche angränzenden Schwellgewebe; unter Umständen kann die Incurvation dann wachsen. — Gleich oberhalb wie unterhalb der Krümmungsstelle krümmen sich die Schnittflächen beider Längshälften convex. — Auch die Analogie mit der Richtungsänderung von Pflanzentheilen zur Tages- und zur Nachtzeit — eine Erscheinung, welche der gemeinen Nutation offenbar analog ist, und welche nachweislich auf Aenderungen des Expansionsstrebens von Schwellgeweben beruht (vergleiche weiter unten) — auch diese Analogie fordert die Annahme gleicher Ursachen für die bei der Nutation eintretenden Richtungsänderungen.

Alle Erwägungen weisen darauf hin, dass die Nutation durch Zunahme des Ausdehnungsstrebens der Schwellgewebe innerhalb bestimmter Längsstreifen des Organs während gleichzeitiger Abnahme des Ausdehnungsstrebens analoger Gewebe innerhalb andrer Längsstreifen hervorgebracht werde. Dieser Wechsel der An- und Abspannung der Schwellgewebe schreitet gemeinhin nicht in bestimmter Richtung und nicht in gleichem Rhythmus rings um das nutirende Organ vor; sondern die Richtung setzt oft plötzlich um, und oft sind es weit von den bisher expansivsten entlegene Längsstreifen von Schwellgewebe, in welchen das zeitweilige Maximum des Ausdehnungsstrebens eintritt.

In regelmässigeren Perioden, und mit nicht häufigen Ausnahmen auch die einmal eingeschlagene Richtung der Bewegung festhaltend, vollziehen die meisten Ranken Nutationen[1]), viele davon ausnehmend schnelle. Die Kreise oder Ellipsen, welche in Folge solcher Nutation das Ende der Ranken von Echinocystis lobata beschreiben, werden durchschnittlich in 1 St. 40 Min., die von Passiflora gracilis in durchschnittlich 1 St. 1 Min. durchlaufen[2]). Bei vielen Rankengewächsen nutiren auch die Stängelglieder, welche die Ranken tragen, zugleich

1) Dutrochet in Comptes rendus 17, 1843, p. 989 (Pisum).
2) Darwin on the movements of climbing plants, Abdruck aus Jal. Linn. Soc., v. 9, p. 76, 89.

mit dieser und in demselben Sinne: so z. B. bei Pisum, den meisten Arten von Bignonia, bei Eccremocarpus, Passiflora gracilis [1]; bei anderen nutiren die Ranken allein, z. B. bei den meisten Passifloren, bei Cobaea. In Finsterniss geschehen diese Nutationen mit grosser Gleichmässigkeit und Stetigkeit. Einseitige Beleuchtung verlangsamt die Bewegung vom Lichtquell hinweg und beschleunigt diejenige zu ihm hin. So durchlief beispielsweise das obere Ende des Stängels von Pisum sativum die Hälfte der Umgänge nach dem Fenster hin, von welchem her Licht einfiel, in 1 St. 40 Min., 1 St., 1 St. 10 Min., und 45 Min. Zur Zurücklegung der mit den erwähnten abwechselnden Umläufehälften vom Fenster hinweg wurden dagegen erfordert 2 St. 30 Min., 2 St. 30 Min., 2 St. 2 Min., 1 St. 30 Min.; — zu jenen im Mittel ca 1 St. 12 Min.; zu diesen 2 St. 8 Min. [2]. Auch diese Nutationen erfolgen nicht dadurch, dass Torsionen der Ranken eintreten, sondern durch relative Verlängerung bestimmter, relative Verkürzung anderer Kanten des Organs [3]. Die Nutationsfähigkeit auch der Ranken ist an eine kurze Periode der Entwickelung geknüpft, sie übersteigt für jede Ranke kaum irgendwo den Zeitraum von drei Tagen. Die Ranke beginnt schon frühe zu nutiren, doch ist die Nutation zunächst langsam, und beschleunigt sich nur allmälig [4]. Ranken, welche in der Knospenlage gekrümmt oder eingerollt sind, beginnen die Nutation erst nach Eintritt der von unten nach oben fortschreitenden Geradestreckung, so z. B. die in der Knospe in 4—6 Windungen spiralig eingerollten Ranken von Bryonia dioïca. Die Nutation weitaus der meisten Ranken wird für immerhin unterbrochen, wenn die Ranke auf ihrem Wege an einen festen Körper trifft. In Folge ihrer Reizbarkeit umschlingt sie dann denselben (S. 306). Nur bei den Ranken weniger Gewächse tritt nach der Umschlingung eines festen Gegenstands das wechselnde Spiel der An- und Abspannung von Schwellgeweben mit solcher Intensität wieder ein, dass die Kante, mit welcher die Ranke die umwundene Stütze berührt, wieder zur längsten wird; die Ranke somit von der Stütze sich abwickelt. So bei Bignonia speciosa und capreolata [5].

Noch gleichmässiger und noch beständiger in ihrer Richtung ist die Nutation der wachsenden Sprossenden von Schlingpflanzen und der Blattenden der mit ihren Blättern Stützen umschlingenden Farrn (Lygodium). Bei allen Schlingpflanzen ohne Ausnahme hängen diese Enden seitlich über, und bei allen beschreiben deren Extremitäten Kreise, indem sie so lange successiv verschiedenen Himmelsrichtungen sich zuwenden, bis sie mit einer Seitenkante an eine feste umschlingbare Stütze treffen. Diese Aenderungen der Richtung erfolgen mit seltensten Ausnahmen [6] dauernd gleichsinnig, und übereinstimmend mit der constanten Richtung, in welcher weiterhin der windende Stängel seine Stütze umschlingt: Bei der Mehrzahl der Schlingpflanzen vollziehen sie sich in links gewendeten Umläufen; bei nur wenigen, z. B. Humulus Lupulus, Manettia bicolor, in rechts gewendeten. Auch diese Richtungsänderungen beruhen nicht auf Drehungen des Stängels um seine eigene Achse, sondern auf stetig in derselben Richtung fortschreitender, den Stängel schraubenlinig umkreisender Zunahme und darauf folgender Wiederabnahme des Expansionsstrebens von Längsstreifen

1) Darwin, ebendas. p. 56, 62, 89, 99. 2) Derselbe a. a. O. p. 65. 3) Derselbe, ebendas. p. 99.
4) Derselbe a. a. O. p. 98. 5) Derselbe a. a. O. p. 55, 57.
6) Die Richtung ist veränderlich bei Hibbertia dentata, gelegentlich so auch bei Tropaeolum tricolorum, Bignonia Tweedyana (Darwin a. a. O. p. 21, 35, 51).

der peripherischen Schwellgewebe eines bestimmten Querabschnitts des Stängels, welcher Abschnitt ebenso wie der der gemeinen Nutation fähige, fortwährend den Ort verändert, gegen die Spitze des wachsenden Organs vorrückend. Dass nicht Torsionen des nutirenden Organs die Nutation bedingen, ergiebt sich aus der Betrachtung vorspringender, der Längsachse des Stängels paralleler Kanten der Aussenfläche desselben, wie sie z. B. bei Dioscorea japonica Thunb., Humulus Lupulus L. sich finden, oder aus der Betrachtung der Stängelaussenfläche mit Farbe aufgetragener, der Stängelachse paralleler Streifen. Solche Kanten oder Streifen bleiben gerade, oder gestalten sich doch nur zu einer geringen Zahl von Umgängen um den sich schwach drehenden Stängel, während die überhängende Extremität des Stängels eine grosse Anzahl von vollen Kreisen beschreibt. So erwies sich z. B. ein nutirendes Internodium von Humulus Lupulus nur dreimal um die eigene Achse gedreht, nachdem es das überhängende Ende des Sprosses 37 Umgänge hatte beschreiben lassen; und während der ersten dieser Umgänge fand gar keine Torsion des Stängels statt[1]).

Die Nutationsbewegungen windender Stängel sind im Allgemeinen langsamer als die von Ranken. Solche Schnelligkeit der Umgänge, wie sie bei den Ranken von Passiflora gracilis, Cobaea scandens u. A. sich findet, kommt bei Schlingpflanzen überhaupt nicht vor. Die schnellsten Umgänge vollzieht unter den beobachteten Schlinggewächsen Akebia quinata (im Maximum einen Umgang in 1 St. 40 Min.), Phaseolus vulgaris (in 1 St. 55 Min.), Humulus Lupulus (in 2 St.). Fünf bis 6 Stunden sind sehr häufig die für einen Umlauf erforderte Zeit, in vielen Fällen sind die Bewegungen noch weit langsamer[2]). Die Mechanik derselben stimmt völlig überein mit derjenigen der gemeinen Nutation. Eine längsgespaltene Mittellamelle des gekrümmten Stängelstücks von Dioscorea japonica oder Humulus Lupulus steigert die Incurvation der convexen sowohl als auch der concaven Hälfte, ganz so wie dies an dem gleichen Präparat aus der gekrümmten Inflorescenzachse von Sedum reflexum geschieht (S. 324). Auch die Nutation von Schlingpflanzen wird durch einseitige Beleuchtung mächtig beeinflusst. Der Halbkreis nach der Lichtquelle hin wurde von dem nutirenden Spross z. B. von Ipomoea jucunda in $^{5}/_{11}$ der Zeit zurückgelegt, welcher es zur Durchlaufung des Halbzirkels vom Lichte hinweg bedurfte; bei Lonicera brachypoda in $^{5}/_{11}$ dieser Zeit[3]).

Die auffälligsten und bekanntesten Richtungsänderungen pflanzlicher Organe, welche auf periodischen Aenderungen des Ausdehnungsstrebens von Schwellgeweben beruhen, vollziehen sich in der Art, dass der Pflanzentheil in einer bestimmten Bahn in zweien einander entgegengesetzten Richtungen abwechselnd hin und her sich bewegt. Es finden nicht, wie bei der Nutation, in sehr verschiedenen Parthieen von Schwellgeweben successiv Steigerung oder Verminderung der Expansion statt, sondern es alterniren Zu- und Abnahme des Ausdehnungsstrebens nur in bestimmt umschriebenen, meist eng umgränzten Schwellgewebsmassen. Die Bewegungen sind in der Richtung regelmässig abwechselnd, pendelartig, meist erfolgen sie innerhalb einer planen Ebene[4]). Hat der Pflanzentheil die Bahn der Bewegung in der einen Richtung zurück gelegt, so tritt eine Pause, eine kürzere oder längere Zeit der Ruhe ein, nach deren Ablauf erst die entgegengesetzte Bewegung beginnt. Besonders lang, bis zu 12 Stunden, sind diese Pausen bei der verbreitetsten der hieher gehörigen Erscheinungen; bei derjenigen, welche darin besteht, dass Organe (Blätter, Blatttheile, Blüthen,

1) Darwin a. a. O. p. 5. 2) Derselbe a. a. O. p. 14 ff. 3) Derselbe a. a. O. p. 23.
4) Doch kommen auch periodische Einrollungen mit doppelter Krümmung vor, die mit Aufrollung wechseln: so an den Petalis von Lychnis diurna und vespertina.

während des Tages eine bestimmte Stellung innehalten, aus welcher sie bei Herannahen der Nacht in eine andere Stellung übergehen. In dieser Nachtstellung verweilen sie bis nach Anbruch des Morgens, und nehmen dann die Tagesstellung wieder ein: ein Wechsel, welcher gemeinhin als Schlaf und Wachen pflanzlicher Organe bezeichnet wird.

Dieser Vorgang ist sehr wahrscheinlich ein ganz allgemeiner, nur dass er in sehr vielen Fällen der Geringfügigkeit der eintretenden Richtungsänderungen wegen nicht merklich hervortritt. In Bezug auf das vielfache Vorkommen des Wechsels zwischen auffälliger Tag- und Nachtstellung sei beispielsweise erwähnt, dass ausser den allgemein bekannten Fällen solcher Richtungsänderungen der Blätter von Leguminosen, Oxalideen, Atriplicineen, Malvaceen u. s. w. [1]), auch die Blattstiele der Kotyledonen aller darauf angesehenen Keimpflanzen von Sileneen und Alsineen während der Nacht sich aufwärts krümmen (bei Stellaria media in dem Maasse, dass die oberen Flächen der beiden Kotyledonen sich an einander legen); — dass die Blätter von Kopfkohlpflanzen, die der Pistia Stratiotes, Nachts dichter an einander schliessen als Tages.

Die Nachtstellung von Pflanzentheilen wird in allen darauf untersuchten Fällen dadurch herbeigeführt, dass das Expansionsstreben einer ausserhalb der Achse des Organs gelegenen, umgränzten Zellgewebsmasse anwächst; die Tagesstellung dadurch, dass das Expansionsstreben derselben Schwellgewebsmasse abnimmt. Während dieser periodischen Zu- und Abnahme bleibt das Ausdehnungsstreben anderer Schwellgewebe des nämlichen Pflanzentheils entweder stationär, oder es ändert sich dasselbe innerhalb solcher Gewebemassen, welche den in seiner Expansion vorzugsweise veränderlichen antagonistischen wirken, in entgegengesetztem Sinne: während dort bedeutende Abnahme eintritt, erfolgt hier geringe Zunahme, und umgekehrt. Die Aussenfläche der beweglichen Stelle des Organs, nächst unter welcher diejenige Schwellgewebmasse liegt, deren Expansion allein oder weitaus am Intensivsten wechselnd zu- und abnimmt, steigert bei Eintritt der Nachtstellung ihre Länge und Convexität; bei Eintritt der Tagesstellung verringert sie beide. — Die Schwankungen der Expansion finden ganz vorwiegend in dem Schwellgewebe nur einer Längshälfte des seine Form und Richtung ändernden Stücks des Pflanzentheils (des Bewegungsorgans) bei denjenigen sensitiven Pflanzen statt, deren Reizstellungen durch die Erschlaffung des einen von zwei antagonistisch wirkenden Schwellgeweben herbeigeführt werden. Das reizbare Gewebe ändert bei den periodischen Bewegungen sein Ausdehnungsstreben in weit minderem Grade, als das ihm entgegenwirkende. Bei dem Uebergange aus der Tages- in die Nachtstellung nimmt das Ausdehnungsstreben des nicht reizbaren Schwellgewebes zu; bei dem Eintritt des entgegengesetzten Ueberganges ab. In jenem Falle wird das ganze Bewegungsorgan straffer und steifer. Der Uebertritt aus der Nacht- in die Tagesstellung ist mit einer Erschlaffung des Bewegungsorgans verknüpft.

Die Richtung, welche sensitive Organe bei der Nachtstellung einnehmen, ist derjenigen ihrer Reizstellungen ähnlich oder gleich. Wie aus dem Vorstehenden sich ergiebt, ist diese Aehnlichkeit eine blos äusserliche. Reizstellung und Schlafstellung sind wesentlichst dadurch verschieden, dass die erstere von einer Erschlaffung, die letztere von einer Zunahme des Turgors des Bewegungsorgans begleitet ist. Dieser Unterschied tritt auch darin hervor, dass in Nachtstellung befindliche sensitive Organe reizbar, und zwar noch empfindlicher für Reize sind,

1) De Candolle, Physiol. vég. 2, p. 855; deutsch v. Röper, 2, p. 680.

als dieselben in Tagstellung begriffenen Organe. »Man sieht die Blätter der Mimosa pudica im Schlaf auf Reizung im Mittel mit ebenso grosser Amplitude sich bewegen, wie im Wachen; kleiner wird dieselbe nur, wenn durch die Nachtstellung der Winkel zwischen dem Blattstiel und dem ihn tragenden Stängelgliede bis zu einem gewissen Grade verkleinert ist«[1]). — Höchst anschaulich zeigt sich diese Differenz zwischen Nacht- und Reizstellung an den Bewegungsorganen der 7—9 Fingerblättchen der Blätter der Oxalis lasiandra Grah. Bei Reizung durch Erschütterung sowohl, wie bei Eintritt der Nachtstellung nähern die zuvor annähernd horizontal ausgebreiteten Blättchen ihre Unterseiten deren gemeinsamen Blattstiel. Kehrt man ein in Schlafstellung befindliches Blatt um, so dass der gemeinsame Blattstiel senkrecht aufwärts gerichtet ist, so öffnen sich die spitzen Winkel nur sehr wenig, die sie mit dem Blattstiel bilden. Reizt man jetzt aber die Bewegungsorgane durch heftige Erschütterung des ganzen fortwährend umgedrehten Blattes, so senken sich sofort die Blättchen, die Winkel zwischen ihnen und dem Blattstiel werden beinahe rechte. Das Gewicht der Blättchen beugt das erschlaffte Bewegungsorgan weit abwärts. — Die Thatsache der Zunahme der Straffheit der Bewegungsorgane bei Eintritt der Nachtstellung wurde durch Brücke an den Kissen der Hauptblattstiele der Mimosa pudica entdeckt, desjenigen Theils dieser Stiele, welcher bei Eintritt der Tages- oder Nachtstellung wie auch bei der Reizung allein seine Form und Richtung ändert[2]). Wurde die Straffheit des Blattkissens auf die Weise bestimmt, dass zunächst der Winkel (α) beobachtet wurde, welchen ein bestimmter Blattstiel bei einer Seitwärtsneigung der Pflanze bis zu dem Grade, dass der Blattstiel horizontal stand und die Blattoberfläche nach oben gekehrt war, mit dem Stamme machte; — dass sodann der Winkel zwischen Stängel und Blattstiel (α') bei umgedrehter Stellung der Pflanze, bei horizontaler Richtung des Blattstiels und Wendung der unteren Blattfläche nach oben gemessen, und die Differenz beider Winkel ermittelt wurde, so zeigte sich, dass an einem und demselben Blatte diese Differenz (welche ein Maass der Schlaffheit des Gewebes des Blattkissens ist) bei Beginn der Bewegung, welche aus der Tages- in die Nachtstellung langsam überführt, rasch abnahm. Sie betrug z. B. für ein Blatt Nachmittags 3 Uhr 21°, Abends 7½ Uhr 12°; für ein anderes Blatt Nachmittags 3 Uhr 27°, Abends 7½ Uhr 15°[3]). »Später als 7½ Uhr Abends habe ich den Versuch nicht in der gewohnten Weise anstellen können, weil die Pflanzen so empfindlich wurden, dass die Blattstiele jederzeit in (Reiz-, Bewegung geriethen, wenn ich den Topf umkehrte um α' zu messen. Ich habe mich deshalb damit begnügen müssen, nachdem ich den Winkel α gemessen hatte, was jederzeit ohne alle Schwierigkeit gelang, den Topf soweit auf die andere Seite zu neigen, dass der Blattstiel senkrecht stand, den Winkel zu messen, den er nun mit dem Stamme machte, und das Resultat mit einem ähnlichen Versuche, den ich am Tage an derselben Pflanze anstellte, zu vergleichen. Ich habe hierbei die Differenz am Abend und in der Nacht niemals grösser, häufig aber beträchtlich kleiner gefunden als am Tage. Bringt man hierzu noch, dass bei der Stellung, welche die Blätter zweiter Ordnung im Schlaf annehmen, das Gewicht des Blattes an einem längeren Hebelarm wirkt, so kann man mit Sicherheit aussagen, dass die Gelenke im Schlafe straffer sind, als im Wachen«[4]). Wird von einem Blattkissen die untere Wulsthälfte weggeschnitten, so neigt sich zwar der Blattstiel stark nach unten (wobei die Unterseite des operirten Wulstes concav wird, abweichend von dem Verhalten derselben bei Eintritt der Nachtstellung des unverletzten Wulstes), wird die obere Hälfte des Wulstes entfernt, so richtet er sich steil auf. Aber auch noch nach der Operation zeigt er den Wechsel von Tag- und Nachtstellung; nur sind die Bewegungen, mittelst deren er aus der einen in die andere übergeht, von kleinerer Amplitude. Dies beruht auf dem Vorhandensein einer nicht unbeträchtlichen Spannung zwischen der Epidermis und dem expansiven Schwellgewebe der übrig gelassenen Wulsthälfte. Das Expansionsstreben des letzteren ist in der oberen Hälfte des Blattkissens zur Nachtzeit grösser, als zur Tageszeit; die Epidermis wird während der Nacht stärker gedehnt, die Oberseite des halbirten Blattkissens wird mehr convex. In der unteren Hälfte wird während der

1) Brücke in Joh. Müller's Archiv 1848, p. 451. 2) Derselbe a. a. O. p. 451.
3) Derselbe a. a. O. p. 441. 4) Derselbe a. a. O. p. 452.

Nachtzeit das Ausdehnungsstreben des Schwellgewebes geringer als während des Tages. Die Elasticität der Epidermis wirkt während der Nacht in höherem Maasse; die Unterseite der Blattkissenhälfte wird kürzer; ihre Concavität wächst[1]. »Dass man den Zustand der Verkürzung, in welchem sich die untere Wulsthälfte während des Schlafes befindet, nicht mit ihrer (auf Reizung eintretenden vollständigen) Erschlaffung verwechseln darf, dafür habe ich noch folgenden schlagenden Beweis gehabt. Ich hatte unter den Blattstielen, deren Gang ich beobachten wollte, kleine Kreistheilungen auf Elfenbeinplättchen angebracht, über denen der Blattstiel sich bewegte. Ein Blattstiel, an dem ich die obere Wulsthälfte weggenommen hatte, bewegte sich in horizontaler Richtung äusserst nahe über seiner Theilung, aber doch so, dass er sie nirgends berührte. Reizte ich den Wulst dieses Blattstiels am Tage, so machte er eine kleine rückgängige Bewegung und fiel dabei auf die Theilung, während er bei seinem viel weiteren Wege, den er jeden Abend zurücklegte, um in die Nachtstellung zu gelangen, frei über derselben hinschwebte.«[2]. Diese Beobachtungen Brücke's der periodischen Bewegungen von Blattkissen, deren eine Längshälfte abgetragen wurde, könnte an sich betrachtet zu der Vermuthung führen, dass eine periodische Steigerung der Elasticität der passiv gedehnten Epidermis der oberen Gelenkhälfte die Tagesstellung, eine eben solche Steigerung der Elasticität der Epidermis der unteren Gelenkhälfte die Nachtstellung herbeiführe. Diese Unterstellung muss aber von der Hand gewiesen werden: denn eine solche Wechselschwankung des Elasticitätszustandes der oberen und unteren Epidermis des Gelenkpolsters würde die Straffheit des ganzen Organs nicht ändern: die Zunahme dieser Straffheit während der Nachtstellung kann nur aus der Steigerung der Spannung zwischen den einander entgegen wirkenden beiden Schwellgeweben sich ergeben. Es ist völlig undenkbar, dass bei der Nachtstellung die Elasticität der oberen Epidermis in weit geringerem Maasse abnähme, als die der unteren wüchse, und dass so, bei gleichbleibender Expansion der Schwellgewebe, die Incurvation des Organs unter Zunahme seiner Straffheit erfolge. Denn wäre dem so, so müsste ein Gelenkpolster, dessen obere Längshälfte abgetragen ist, bei Eintritt der Nachtstellung viel beträchtlicher sich nach abwärts krümmen; es müsste der von ihm getragene Blattstiel einen viel spitzeren Winkel mit dem Stamme machen, als bei einem unverletzten Bewegungsorgane. Aber dieser Winkel bleibt an so operirten Blattstielen ein stumpfer. — Zu dem gleichen Schlusse führt auch die Untersuchung dünner Längsdurchschnitte der Bewegungsorgane. Werden solche Durchschnitte, die an der einen Aussenkante etwas dicker sind als an der anderen, in Wasser gebracht, so sind zwar die Schwellgewebe zu beiden Seiten des Organs bestrebt, Wasser aufzunehmen. Das massenhaftere der dickeren Längshälfte des Schnitts aber entwickelt bei der daraus folgenden Ausdehnung eine grössere Kraft, als das gegenüberstehende; dieses wird durch die Expansion des ersteren comprimirt, seine Zellräume und sein Umfang werden verkleinert[3]. Dass die Expansion in Folge der Wasseraufnahme auch hier ihren Sitz wesentlich in den Zellwänden hat, ergiebt sich aus der Beobachtung, dass Durchschnitte der Bewegungsorgane von Phaseolus vulgaris und von Oxalis tetraphylla, deren Durchmesser senkrecht auf die Fläche weniger als den mittleren einer Zelle beträgt, bei denen also alle Zellhöhlen geöffnet sind, ihre expansiven Gewebe ausdehnen, wenn sie in Wasser gebracht werden, und diese Gewebe zusammenziehen, wenn man sie dann in Zuckersyrup legt[4].

Alle reizbaren Pflanzenorgane, welche ich in Beziehung auf die Straffheit ihrer Bewegungsorgane bei der Tag- und Nachtstellung untersucht, gaben ähnliche Resultate. An Blättchen von Oxalis Acetosella, deren Enden mittelst durchgezogener Schleifchen feinen Platindrahts von 0,01—0,02 Gr. Gewicht beschwert waren, beobachtete ich die Differenz von α und α', diese Ausdrücke in dem S. 328 dargelegten Sinne gebraucht, während der Tagstellung zu 26—45°, während der Nachtstellung zu 3—10°. An nicht belasteten Blättern der Oxalis lasiandra bestimmte ich dieselbe Differenz für die Tagstellung zu 18—29°, für die Nachtstellung zu 1—5°. Auch manche nicht sensitive Pflanzentheile, welche periodische Bewegungen besitzen, zeigen in der Nacht-

1) Brücke a. a. O. 2) Derselbe a. a. O. p. 453. 3) Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 790.
4) Hofmeister in Ber. Sächs. G. d. W. 1859, p. 195 und in Pringsh. Jahrb. 2, p. 256.

stellung grössere Steifigkeit der Bewegungsorgane. Bei den Blättern der Malva silvestris z. B. deren Stiele mit dem Stängel in der Tagstellung einen Winkel von 30—40°, in der Nachtstellung einen Winkel von 12—15° bilden, ist die Differenz von α und α' während der ersteren 10—12°, während der zweiten 3—4°. Dieselbe Differenz ist für Blättchen von Trifolium pratense in der wagrechten Tagstellung 10—15°, in der aufgerichteten Nachtstellung 2—3°. Dies ist aber nicht durchgehends der Fall. Die Polster der Hauptblattstiele von Phaseolus vulgaris zeigen keine constanten Unterschiede der Straffheit bei der Tag- und der Nachtstellung[1]. Die Bewegungsorgane der Blätter von Impatiens noli me tangere fand ich in der gesenkten Nachtstellung im Ganzen erschlafft (α und α' bei Tagstellung 15—28°, bei Nachtstellung 27—31°). Es liegt auf der Hand, dass hier bei dem Uebergange der Tages- in die Nachtstellung die Zunahme der Expansion des Schwellgewebes der einen Längshälfte des Bewegungsorgans von einer annähernd gleichen Abnahme der Expansion in der anderen Hälfte begleitet ist; und umgekehrt bei dem Uebergange aus der Nacht- in die Tagstellung.

Schwankungen der Temperatur zwischen den Gränzen, innerhalb deren lebhafte Vegetation möglich ist, üben keinen bedingenden Einfluss auf die periodischen Bewegungen von Pflanzentheilen, die mit verschiedener Tag- und Nachtstellung begabt sind. Das Gleiche gilt von Aenderungen des Wassergehalts des umgebenden Mittels. Schlaf und Wachen von Oxalis, von Mimosa pudica treten auch bei gleichbleibender Temperatur ein, bei Einwirkung des Tageslichts sowohl als bei völligem Ausschluss desselben (bei einer Reihe von mir angestellter Beobachtungen z. B. binnen 48 Stunden zweimal, während die Temperatur des dunkeln Raumes, in welchem die Versuchspflanzen sich befanden, nur zwischen + 16,6 und 16,8° C. oscillirte). Die Blätter einer Oxalis tetraphylla, welche nach Ueberdeckung mit einem Blechgefässe Nachtstellung angenommen hatten, wurden in dieser Stellung nicht geändert, weder wenn der Deckel des übergestürzten Gefässes mit heissem Wasser erwärmt, noch wenn er abgekühlt wurde[2]. — Oxalis und Phaseolus vollziehen den Wechsel der Tag- und Nachtstellung ihrer Blätter ebenso gut in trockener und in dampfgesättigter Luft wie nach völligem Untertauchen unter Wasser, unter letzteren Verhältnissen mehrere Tage lang[3].

Um so beträchtlicher ist der Einfluss des Lichtes auf die periodischen Aenderungen des Spannungszustands der Schwellgewebe der Bewegungsorgane. Entziehung des Tageslichtes führt binnen kurzer Zeit die Tages- in die Nachtstellung über, auch bei nicht sensitiven Pflanzen, z. B. bei Phaseolus. Pflanzen, deren Organe durch Verweilen in Finsterniss Nachtstellung angenommen hatten, gehen zu Tageszeiten, während deren sie normaler Weise Nachtstellung einhalten, in Tagstellung über, wenn dem Sonnenlichte dann Zutritt zu ihnen gegeben wird. Pflanzen von Oxalis corniculata z. B., welche ich Nachmittag 2½ Uhr bei Tagstellung ihrer Blätter mit einem Blechkasten überdeckte, waren nach ¼ St. in der Nachtstellung. In dieser verharrten sie noch Abends 7¼ Uhr. Als sie jetzt noch den Strahlen der untergehenden Sonne ausgesetzt wurden, richteten ihre Blättchen sich zur Tagesstellung auf, während neben ihnen stehende, den Tag über unbedeckt gewesene Pflanzen derselben Art Nachtstellung annahmen. Jene spät in die Tagstellung eingetretenen Blättchen erhielten erst 8¾ Uhr die Nachtstellung. Bei dieser Beeinflussung der periodischen Bewegungen durch das Licht verhalten die verschiedenen Strahlen des Spectrum sich different: die rothen sind

1) Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 802. 2) Derselbe in Bot. Zeit. 1857, p. 812.
3) Sachs, ebendas. p. 810.

unwirksam, die brechbarsten von intensivster Wirkung[1]. — Der Wechsel von Tag- und Nachtstellung tritt jedoch auch in gleichmässiger Finsterniss, auch in gleichmässiger (künstlicher Beleuchtung) ein. Aber die Perioden des Schlafes und Wachens werden dann unregelmässig[2], im Allgemeinen kürzer, und sie verlaufen an verschiedenen Organen (Blättern) einer und derselben Pflanze nicht mehr in übereinstimmenden Zeitabschnitten. Der Wechsel von Licht und Dunkelheit wirkt somit nicht als bedingende Ursache der periodischen Richtungsänderungen der Pflanzen, welche Schlaf und Wachen zeigen. Wohl aber regulirt er die Eintrittszeit des Wechsels der Spannungszustände der Schwellgewebe; eines Wechsels, welcher ohne den Einfluss der Beleuchtung und der Lichtentziehung zwar auch eintritt, dann aber in verschieden langen Fristen, deren Umgränzung von zur Zeit unbekannten Ursachen abhängt.

Mimosa pudica hat in dauernder künstlicher Beleuchtung durch mehrere Argand'sche Lampen abwechselnde Perioden von Schlaf und Wachen, wie im gewöhnlichen Zustande; doch sind diese Perioden um 1½—2 Stunden kürzer als gewöhnlich; — ebenso in constanter Dunkelheit, bei grosser Unregelmässigkeit der Perioden[3]. Wiederholung derartiger Versuche mit sehr verschiedenen Pflanzen, insbesondere das Einbringen in einen dauernd dunklen Raum, giebt stets das gleiche Resultat: so Oxalis, Phaseolus, Keimpflanzen von Stellaria media[4].

Weit deutlicher noch tritt die Unabhängigkeit des Wechsels der Zu- und Abnahme der Spannung innerhalb bestimmter Schwellgewebe von äusseren Einwirkungen an solchen Organen hervor, deren periodische Bewegungen durch sehr kurze Pausen der Ruhe unterbrochen werden. Die pendelartigen Hin- und Herbewegungen solcher Organe gehen vor sich unter gleich bleibenden äusseren Umständen, und werden durch Aenderungen derselben, welche nicht die Intensität des Vegetationsprocesses wesentlich herabstimmen, nur wenig afficirt.

Hieher gehören vor Allem die beweglicheren Oscillatorineen (vgl. S. 320). Es sind nur wenige höher organisirte Pflanzen bekannt, an denen Organe ähnlicher Beweglichkeit beobachtet sind: die Blättchen einiger Hedysareen, wie Desmodium gyrans DC., cuspidatum Loud., laevigatum DC., Lourea vespertilionis Desc., die Lippe der Blüthen der Orchidee Megaclinium falcatum.

Die Blätter des Desmodium gyrans sind aus einem grossen Endblättchen und zwei weit kleineren Seitenblättchen zusammengesetzt. Die Pflanze erfordert zu vollem Gedeihen eine Temperatur von mindestens 25° C.; bei minder hoher Temperatur kommen die Bewegungen der Blättchen nur unvollständig zu Stande. Die Bewegungen werden bewirkt durch Aenderungen der Formen und Richtungen von Bewegungsorganen, etwa 2 M.M. langen Stücken der Blattstiele, deren Bau im Wesentlichen mit demjenigen der Bewegungsorgane der Mimosa pudica übereinstimmt[5]. Die Periodicität derjenigen der Endblättchen ist eine beiläufig 12stündige: sie erheben sich 4—5 Uhr Morgens aus der gesenkten Nachtstellung, in welche sie 4—5 Uhr Nachmittags zurückkehren; die Hebung wird auch in tiefer Finsterniss[6], die Senkung auch im directen Sonnenlicht vollzogen. Die Bewegungen sind von ungewöhnlich grosser Amplitude, — das in der

1) Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 812.
2) De Candolle, Physiol. vég. 2, p. 861, deutsch v. Röper, p. 639.
3) De Candolle a. a. O.
4) Vergl. u. A.: Sachs in Bot. Zeit. 1857, p. 814.
5) Dutrochet Mém. 1, p. 568. — Meyen's ganz richtige Gegenbemerkungen, Pflanzenphysiol. 3, p. 560, beziehen sich auf den untergeordneten und nicht ins Gewicht fallenden Umstand abweichender Anordnung der Elementarorgane im axilen Gefässbündelstrange.
6) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 356.

Nachtstellung der Stängelachse parallele Endblatt erhebt sich in der Tagesstellung zu einem Winkel von bis 150° mit derselben. In der Nachtstellung ist das Bewegungsorgan viel straffer als in der Tagesstellung: in letzterer lässt sich das Gelenk leicht beugen; in ersterer können die Blättchen nicht ohne Verletzung gewaltsam aufgehoben werden[1]). Mässige Modificationen der Lichtintensität bringen beträchtliche Aenderungen der Tagstellung hervor: tritt z. B. eine Wolke vor die Sonne, so senken sich die Blättchen[2]). Insoweit stimmen die Bewegungen der Endblättchen mit dem gemeinen Wechsel von Tag- und Nachtstellung wesentlich überein. Nach Angabe mehrerer Beobachter zeigen diese Blättchen in höchster Tagstellung und bei sehr hoher Temperatur auch »eine zitternde, oft stark schlagende Bewegung«[3]). Sie ist mir noch nicht vorgekommen. Um so leichter ist die rasche Bewegung der seitlichen Blättchen zu beobachten. Ueberschreitet die Temperatur + 25° C., so beschreiben diese mit ihren Spitzen Ellipsen, deren grosse Achsen parallel oder beinahe parallel zu der des Hauptblattstiels stehen. Dabei bleibt die Stellung der Flächen der Blättchen zu einer durch ihre Mediane gelegten Ebene die nämliche: die Oberseite ist beständig aufwärts, die Unterseite abwärts gewendet. Die Ellipsen der Bahnen sind sehr eng, wenn die Temperatur 25° C. nicht erheblich übersteigt. Dann scheinen die Blättchen nur pendelartig auf- und abwärts zu schwanken. Wird die Temperatur 30—35° C., so nähern sich die Ellipsen der Kreisform. Unter günstigsten Verhältnissen — bei etwa + 40° C. in wasserdampfgesättigter Luft — wird eine Bahnhälfte in etwa $^{1}/_{4}$ Minute zurück gelegt. Die Bahnhälfte abwärts wird rascher durchlaufen, als die aufwärts[4]). Die Richtungen der Bahnen der Blättchen eines Paares sind in der Regel gegenläufig und die Hebungen und Senkungen erfolgen alternirend. Das eine hebt sich, während das andere sich senkt[5]). Doch erleidet diese Regel nicht seltene Ausnahmen[6]). Die Bewegungen sind stossweise, wie die des Zeigers einer Uhr; bei höchsten Temperaturen in fast unmerklich kleinen Pausen einander folgend (60 und mehr Rucke in einer Minute[7]), so dass die Bewegung als eine stetige beschrieben worden ist[8]). Aber schon bei 30—28° C. werden die Pausen zwischen den einzelnen stossweisen Bewegungen ziemlich lang, besonders während der Bewegung aufwärts; und nach jeder Erreichung des höchsten Standes der Blättchen tritt eine noch längere Periode der Ruhe ein. — Die Bewegungen gehen Tag und Nacht fort; bei trockner und bei feuchter Witterung: nicht merklich beeinflusst vom Wechsel zwischen Helle und Dunkelheit[9]). — Wird ein Theil des Schwellgewebes des Bewegungsorgans einseitig abgetragen, so krümmt sich das Organ an der verwundeten Stelle stark concav. »Bei Verletzungen des kurzen Blattstiels schlägt sich das Blättchen immer nach der Seite zurück, an welcher die Verletzung statt gefunden hat. War dieselbe unbedeutend, so erholt sich das Blättchen oft schon nach einigen Stunden wieder, und setzt seine Bewegungen in alter Weise, nur nach der Seite der Verletzung hin etwas gestört fort«[10]). Aus dieser Beobachtung ergiebt sich zur Genüge, dass auch hier die Bewegungen auf relativ stärkster Expansion der jeweilig stärkst convexen Kante des Bewegungsorgans beruhen; dass ein periodisches, in den verschiedenen Längsstreifen der Schwellgewebe des Organs successiv fortschreitendes Anwachsen und Abnehmen des Turgor die Bewegung vermittelt. — Leitet man elektrische Ströme mässiger Intensität durch das Bewegungsorgan, so werden die Bewegungen beschleunigt. So bei der Anwendung des constanten Stromes einer einfachen Kette[11]), wenn auch nur wenig; — deutlicher bei Durchleitung der Schläge eines Inductionsapparats. Geschieht die Einwirkung eines schwachen Stromes bei einer niederen Tem-

---

1) Hufeland in Voigt's Magaz. f. Physik und Naturg. 3.
2) Meyen, Pflanzenphysiol. 3, p. 555.
3) A. v. Humboldt, citirt von Meyen a. a. O. p. 554; Hufeland a. a. O.; Meyen selbst. a. a. O.
4) Treviranus, Physiol. 2, p. 766.
5) Broussonet, Mém. ac. Paris 1784, p. 616.
6) Meyen a. a. O. p. 557.
7) De Candolle, Phys. vég. 2, p. 870, übers. v. Röper, p. 654.
8) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 355.
9) Broussonet a. a. O.
10) Kabsch in Bot. Zeit. 1861, p. 356.
11) Hufeland a. a. O.; Meyen Pflanzenphys. 3, p. 557.

peratur, bei welcher die gewöhnliche Bewegung der Seitenblättchen bereits aufgehört hat (also bei ungefähr 22° C.), so beginnen jene Blättchen ihre periodischen Bewegungen, und zwar mit einer Regelmässigkeit und Schnelligkeit wie sonst nur bei etwa + 30° C. Ein stärkerer Strom mit ungefähr halb übergeschobener Nebenspirale vermehrte nicht wesentlich die Heftigkeit der Bewegungen«[1]. Stärkere Ströme, sowie die Auftragung von Tropfen von Aether, Chloroform, verdünnter Mineralsäuren auf das Bewegungsorgan vernichten dauernd dessen Beweglichkeit; meist tödten sie dasselbe.

Das Vordertheil des Labellum von Megaclinium falcatum ist eine breit spatelförmige Masse saftreichen Gewebes, welche mittelst eines mässig langen, bandförmigen Stieles am Hintertheil des Labellum befestigt ist. Dieser Stiel, eine straffe federnde Masse aus Schwellgewebe, überzogen von einer hochgespannten Epidermis und durchzogen von drei Gefässbündeln, ist das bewegliche Organ. Wechselnde Expansionen und Erschlaffungen seiner Ober- und Unterseite heben und senken bei einer Temperatur von + 31° C. alternirend das Endstück des Labellum[2], unabhängig von äusseren Einflüssen.

Es mag noch an manchen Pflanzen Erscheinungen ähnlicher Art geben, die bisher nur wegen der geringeren Schnelligkeit der Bewegungen und wegen der längeren Pausen der Ruhe zwischen denselben übersehen wurden. Einen Uebergang von den Gewächsen mit Nacht- und Tagstellung der Blätter, zu denen mit Bewegungen kurzer Periodicität bietet u. A. der gemeine Klee: man sieht öfters die Blättchen von Trifolium pratense im hellsten Sonnenschein wiederholt vorübergehend, auf stundenlange Fristen, die aufgerichtete Nachtstellung annehmen[3].

Blattorgane der Blüthen phanerogamer Gewächse zeigen in vielen Fällen eine bei Beginn des Aufblühens plötzlich eintretende rasche Steigerung des Ausdehnungsstrebens bestimmter Schwellgewebe, vermöge deren das Beharrungsvermögen passiv gedehnter Gewebmassen oder die Expansion antagonistisch wirkender Schwellgewebe überwunden, und bedeutende Aenderungen von Form und Richtung der Blüthenblätter herbeigeführt werden. Diese Steigerung ist eine vorübergehende; das Gewebe, dessen Expansion zunahm, erschlafft wieder nach bestimmter kurzer Zeit, und die der vorausgegangenen Bewegung und Formenänderung entgegenwirkenden Kräfte stellen einen, dem früheren ähnlichen Zustand wieder her. Die periodische Zunahme des Expansionsstrebens des Schwellgewebes ist aber nur eine einmalige, der Wiederabnahme desselben folgt keine erneute Zunahme; und meistens tritt bald der Tod des Organs ein.

Der Vorgang ist von weiter Verbreitung, wenige Beispiele der beiden möglichen Formen desselben mögen genügen. Die im Knospenzustande gerollte Scheide der Inflorescenz der Aroidee Dieffenbachia Seguina öffnet sich zur Blüthenzeit in Folge einer Steigerung der Expansion der unter der Epidermis der Innenfläche gelegenen Schwellgewebe. Nach etwa dreitägiger Blüthenzeit überwiegt aufs Neue die Expansion der Schwellgewebe der Aussenfläche; die Scheide rollt sich wieder ein, und bleibt fortan straff und fest geschlossen. — Die accessorischen Blattorgane der Blume des Cereus speciosissimus schliessen sich nach dem, nur einige Nachtstunden dauernden, auf einem Anwachsen der Expansion der Schwellgewebe der Innenseite ihrer Basen beruhenden Oeffnungszustande der Blüthe, indem dieses Ausdehnungsstreben wieder abnimmt und die Expansion der Schwellgewebe der Aussenseiten des Grundes der Blätter die Oberhand gewinnt, die zunächst hier noch nicht welkenden Blätter wiederum nach innen biegend. — Noch häufiger sind die auf vorübergehender Steigerung von Expansion be-

1) Kabsch a. a. O. p. 361.

2) Morren, Mém. acad. sc. Bruxelles, 15, 5. Juni. Die Mittheilung ist höchst unvollständig; nicht einmal die Schnelligkeit der Bewegung ist angegeben. Die Pflanze scheint selten geworden und aus den Handelsgärten verschwunden. Ich sah sie nicht lebend.

3) Sachs, mündlich.

stimmter Schwellgewebe beruhenden Bewegungserscheinungen und Formänderungen durch die Verbindung dieser Schwellgewebe mit passiv gedehnten elastischen Geweben vermittelt: die Blattorgane nehmen die Form wieder an, welche sie vor dem Eintritt jener Steigerung hatten, indem die Expansion überhaupt tief sinkt, die Organe ihren Turgor fast vollständig verlieren. So die Corollen von Malvaceen, Convolvulaceen u. s. w., welche nach dem Verblühen in die gerollte Knospenlage zurück kehren.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass viele, den eben besprochenen äusserlich ähnliche einmalige Formen- und Richtungsänderungen ausgebildeter pflanzlicher Organe zu einer ganz andere Classe von Aenderungen der Spannungsdifferenzen der Gewebe gehören: sie beruhen auf Zunahme der Elasticität passiv gedehnter Gewebe, welche vermittelt wird durch Vermehrung der Masse der passiv gedehnten Zellwände: sowohl durch Dickenwachsthum bereits vorhandener passiv gedehnter Wände, als auch durch Eintritt des Zustands gesteigerter Elasticität in zuvor dehnbareren Zellenwänden und durch die Verdickung derselben. Hieher ist vor Allem die spontane Einrollung ausgewachsener Ranken zu zählen, die keine umschlingbare Stütze gefunden haben, sowie der zeitiger eintretenden Rollung der freien basilaren Stücke derjenigen, welche sich irgendwie fest rankten. Sie ist begleitet und zweifelsohne vermittelt von einer Zunahme der Wanddicke und der Zahl der dickwandigen, passiv gedehnten Zellen des oder der Gefässbündel; sie ist gefolgt von einer beträchtlichen Zunahme der Festigkeit und Steifigkeit der Ranke; und sie geschieht, ohne dass eine merkliche Verlängerung der convex werdenden Kante statt fände. — Ferner viele Torsionen saftreicher Stängel, Früchte u. s. w.

Eine Periodicität der Zunahme und Abnahme des Expansionsstrebens der Membranen von Schwellgeweben tritt in grösster Ausdehnung hervor in den täglichen Schwankungen der Spannung und der Ausflussmengen des Saftes von Gefässpflanzen, welche dem Einflusse von Aenderungen der Temperatur und des Feuchtigkeitsgrades der Luft und des Bodens völlig entzogen sind. — In allen Gefässpflanzen, deren Verdunstung gehemmt wird, während ihre Wurzeln reichlich wässerige Flüssigkeit aus dem Boden aufzunehmen vermögen, tritt früher oder später ein Zustand der Saftfülle ein. Wird dann die Pflanze bis auf die grösseren Gefässbündel oder das Holz verwundet, so fliesst Saft aus: eine wässerige Lösung theils organischer, theils anorganischer Substanzen, von grosser Verdünnung. Unter Umständen wird er auch aus unverletzten oberirdischen Theilen ausgeschieden. Dieser Saft steht unter einem hohen Drucke, der weit den Effect übertrifft, welchen die endosmotische Spannung von Lösungen annähernd gleicher Concentration in gewöhnlichen Endosmometern zu erreichen vermag (vgl. S. 273). Die Erklärung des Vorhandenseins dieser Spannung des Saftes der lebenden Pflanze ergiebt sich aus dem Zusammenwirken der Spannung der Häute der Schwellgewebe mit der Endosmose des flüssigen Zelleninhalts. Die Membranen der Schwellgewebe des Pflanzeninneren lagern Wassertheilchen ein, die sie theils der sie umhüllenden, passiv gedehnten Zellgewebmasse entnehmen, deren freie Aussenwände, soweit sie dem Wurzelsystem der Pflanze angehören, mit dem Boden in directer Berührung stehen und aus der Feuchtigkeit desselben das an die Membranen der inneren und oberen Theile der Pflanze übergebene Imbibitionswasser ersetzen; — theils auch dem flüssigen Zelleninhalt entziehen, dadurch dessen Concentration steigernd. Die Membranen der Schwellgewebe vermehren durch die Aufnahme von Imbibitionswasser ihr Volumen. Da ihrer freien Expansion durch die umhüllenden passiv gedehnten Gewebe Widerstand geleistet wird, so üben sie auf die Zellflüssigkeit des Pflanzeninneren einen Druck, vermöge dessen ein Theil dieser an den Stellen geringsten Widerstandes durch die

Zellhäute hindurch filtrirt; — in den Gefässen sich häuft, welche bei rascher Verdunstung der Pflanze mit Luft erfüllt sind, oder an bestimmten Stellen der Aussenfläche in Form von Tropfen ausgeschieden wird (Blattspitzen von Gräsern, Aroïdeen bei Ausschluss oder Verminderung der Verdunstung). Die an Concentration wachsenden Inhaltsflüssigkeiten der Zellen sind bestrebt, so lange neues Wasser von aussen an sich zu ziehen, als dies der auf sie wirkende Druck der sich expandirenden Membranen ihnen gestattet; — so steigt die Spannung der eingeschlossenen Flüssigkeit bis zu dem Grade, auf welchem die Filtration der gepressten Zellflüssigkeit aus peripherischen Membranen der mit Wasser in Berührung stehenden Pflanzentheile (der Wurzeln) nach Aussen der endosmotischen Wasseranziehung durch den Zelleninhalt wie der capillaren (molecularen) Anziehung durch diese Zellwände vollständig das Gleichgewicht hält. Es wird ein Maximum der Spannung der Zellsäfte erreicht, welches sich durch den Druck des aus Wunden der Pflanze austretenden Saftes, oder durch die Menge des in einem gegebenen Zeitabschnitte ausfliessenden Saftes bemessen lässt.

Werden Lösungen der endosmotisch wirksamsten Substanzen, wie Eiweiss, arabisches Gummi, in Concentrationen, welche diejenigen der aus Pflanzen ausfliessenden Säfte weit übersteigen, in geschlossene Hohlräume mit permeablen Wänden eingeschlossen, und diese Hohlräume mit grosser Wassermenge in Berührung gebracht, so erreicht die Spannung jener Lösungen zwar eine Höhe, welche der an den Säften lebender Pflanzen beobachteten einigermaassen sich nähert. Die Concentration der an den Stellen geringsten Widerstands aus den geschlossenen Hohlräumen hervor filtrirenden Flüssigkeit übersteigt aber so weit diejenige des von lebenden Pflanzen ausgeschiedenen Saftes, dass ein Vergleich ganz ausser Frage ist. — Dagegen erhält man aus solchen Hohlräumen Ausscheidung von Filtraten sehr geringer Concentration, die jedoch unter erheblichem Drucke stehen, wenn in die Hohlräume mit permeablen Membranen ausser einer sehr diluirten Lösung einer endosmotisch wirksamen Substanz ein quellungsfähiger, nicht löslicher Körper gebracht wird[1]). Ein Beispiel: eine Uförmige Glasröhre wurde mit 7,521 Gr. lufttrockenem Traganthgummi und 37,364 Gr. einer halbprocentigen Lösung von arabischem Gummi in destillirtem Wasser gefüllt. Die eine der beiden, 182 Quadr. M.M. grossen Oeffnungen der URöhre wurde einfach, die andere 3fach mit Reispapier (zwischen die Reispapierplatten war destillirtes Wasser eingeschaltet) verbunden. Jenes Ende wurde an einen mit Quecksilber gefüllten Manometer gesetzt, dieses in Wasser getaucht. Binnen 7 Tagen wurden in den Manometer hinein 2457 Cub.M.M. Flüssigkeit von 0,044 pCt. Concentration ausgeschieden, welche das Quecksilber 91 M.M. hoch hob[2]). Bei Anwendung blosser Gummilösung wurden ähnliche Druckhöhen in ähnlichen Zeitfristen nur dann erreicht, wenn der Gehalt der Lösung an Gummi mehr als 5 pCt. betrug[3]).

Wenn nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes zwischen Wasseraufnahme durch Imbibition der Membranen und Endosmose der Zellflüssigkeiten des Pflanzeninneren einerseits, und dem Austritt durch Filtration eines Theiles jener Flüssigkeit aus den freien Aussenwänden der Pflanze andererseits — wenn nach Erreichung dieses Gleichgewichts die Capacität für Wasser (das Quellungsvermögen) der Membranen der Schwellgewebe des Pflanzeninneren abnimmt, so müssen diese Membranen einen Theil ihres Imbibitionswassers an den flüssigen Zelleninhalt abgeben. Dadurch wird dieser diluirter, filtrationsfähiger; es wird eine grössere Menge von Flüssigkeit aus den Wurzeln der Pflanze durch Filtration ausgeschieden, und damit sinkt nothwendig die Spannung der eingeschlossen

1) Hofmeister in Flora 1858, p. 12; 1862, p. 149.
2) Hofmeister in Flora 1862, p. 149. 3) Derselbe a. a. O. p. 147.

bleibenden Flüssigkeit. Es stellt sich ein neuer Zustand des Gleichgewichts zwischen jenen Kräften her; ein Zustand der einem geringeren Drucke der Flüssigkeit im Inneren der Pflanze entspricht. Wenn dagegen die Imbibitionsfähigkeit der Membranen der innern Schwellgewebe sich steigert, wenn sie den Zellflüssigkeiten und den umhüllenden Zellmembranen aufs Neue Wasser entziehen, so steigt die Concentration, der endosmotische Effect, und somit endlich auch der Druck. unter welchem die in inneren Höhlungen (Zellräumen, Gefässen, Intercellularräumen) der Pflanze befindliche Flüssigkeit steht. Mit der Abnahme der Spannung des Saftes sinkt nothwendig die Menge der aus einer Wunde der Pflanze ausfliessenden Flüssigkeit; mit der Zunahme jener Spannung steigt diese Quantität.

Lebende Pflanzen, welche den durch vorhergegangene Verdunstung erlittenen Verlust an Saft durch Aufnahme neuen Wassers hinlänglich ersetzt haben. zeigen ganz allgemein eine tägliche Periodicität der Spannung des Saftes, wie der Ausflussmengen desselben. Diese Periodicität ist unabhängig von Aenderungen der Beleuchtung und der Temperatur. Sie tritt hervor auch bei gleich bleibender Feuchtigkeit des Bodens: bei vollkommener Sättigung festen Bodens mit Wasser. sowie an Versuchspflanzen, deren Wurzeln in Wasser sich entwickelt haben. Setzt man dem nahe über dem Boden durchschnittenen Stammstumpf einer Gefässpflanze einen Manometer mittelst eines Kautschukschlauches auf, der bis auf den Boden reicht, so ist durch die Bedeckung aller Theile des Versuchsobjects mit undurchsichtiger Substanz der Einfluss des Lichts völlig ausgeschlossen. Ist dann durch die Menge des hervorquellenden Saftes ein gleiches Volumen Quecksilber in den äusseren Schenkel des Manometer empor getrieben werden, welches eine Säule von derjenigen Höhe darstellt, die dem wirklichen Drucke des aus der Schnittfläche hervorquellenden Saftes entspricht (man kann durch Aufgiessen von Quecksilber in den äusseren Schenkel den Eintritt dieses Gleichgewichtszustands beschleunigen [1]), so treten regelmässig periodische Oscillationen des Standes des Quecksilbers ein. Die Quecksilbersäule im äusseren Schenkel des Manometers steigt vom Morgen bis zu den frühen Nachmittagsstunden, zeigt dann öfters ein mässiges Sinken, Abends nochmals ein geringes Steigen, und sinkt während der Nacht auf den tiefsten Stand. Häufig jedoch tritt das nachmittägliche Sinken der Quecksilbersäule nicht hervor, sie steigt fortwährend, aber nicht stetig, in den Morgenstunden rasch, Nachmittags langsam bis zum Abend und fällt nur während der Nacht [2]). Die Grösse der täglichen Schwankung ist specifisch wie individuell sehr verschieden: z. B. bei Phaseolus multiflorus 10—22 M.M. Quecksilber, bei Urtica urens 8—12 M.M., bei Vitis vinifera bis gegen 100 M.M. [3]).

Eine ganz ähnliche Periodicität besteht in den Mengen des Saftes, welcher während einer Zeiteinheit zu verschiedenen Tagesstunden aus dem Stumpfe eines dicht über der Wurzel durchschnittenen Stammes ausgeschieden wird. Wird einem solchen Stumpfe mittelst eines bis an den Boden reichenden Kautschukverbandes eine gebogene, mit destillirtem Wasser gefüllte Glasröhre aufgesetzt, deren freies, zu einer Spitze ausgezogenes Ende in ein graduirtes, enges cylindrisches Glasgefäss reicht, so wird bei jedem Hervortreten von Saft aus der Schnittfläche ein gleiches Volumen von Flüssigkeit aus der Röhre gedrängt. Diese Flüssigkeit

1) Vergl. Hofmeister in Flora 1862, p. 113. 2) Derselbe a. a. O. p. 114.
3) Tabellen im Anhang zur Flora 1862.

fällt tropfenweis in das graduirte Gefäss; und ihr Volumen kann an dem Stande des Flüssigkeitsspiegels in derselben direct abgelesen werden. Die Menge des Saftausflusses, während der späteren Nachmittag-, der Abend- und Nachtstunden gering, steigt plötzlich nach Sonnenaufgang; erreicht das tägliche Maximum in den Stunden zwischen 7½ Vormittags und 2 Nachmittags, bald früher, bald später, und sinkt von da langsam bis zum nächsten Morgen. Das Verhältniss der Maxima des Saftausflusses pr. Stunde zu dem der Minima ist nicht selten = 4:1. Nur an einzelnen Versuchspflanzen, und auch an diesen nur unstät (nicht an jedem Tage sich wiederholend) macht ein zweites geringes Zunehmen des Saftausflusses während der Abendstunden sich bemerklich. — Alle diese Schwankungen treten auch ein bei gleichbleibender Bodentemperatur. Das Wachsen der Spannung und der Ausflussmenge erfolgt in wassergesättigtem Boden nicht selten während einer Abnahme der Bodenwärme, sowie das Sinken jener beiden während einer Zunahme der letzteren[1]).

Diese Erscheinungen sind festgestellt an Pflanzen der verschiedensten Formenkreise, der verschiedensten anatomischen Structur der Stamm- und Wurzelorgane. Einige Beispiele: Papaver somniferum, Digitalis lutea, Vitis vinifera, Atriplex hortensis, Amaranthus tristis, Pisum sativum, Phaseolus vulgaris und multiflorus, Urtica urens, Morus alba, Chrysanthemum coronarium, Helianthus annuus, Solanum tuberosum, Cucurbita Pepo, Zea Mays[2]). Es liegt kein Grund vor zu vermuthen, dass sie nicht ganz allgemein den Gefässpflanzen zukommen.

Ganz analoge Resultate ergab die Messung der in der Zeiteinheit ausgeschiedenen Mengen von Flüssigkeit, die von den Blattspitzen grossblättriger Aroïdeen (Caladium, Calocasia etc.) abtropft, wenn dieselben in constanter Dunkelheit und in mit Wasserdampf gesättigten Räumen gehalten werden. Die Ausflussmenge ist auch hier in den Vormittagsstunden am grössten, in den Abendstunden gering, gegen Morgen allmälig zunehmend[3]).

So bestehen in weitestem Umfange periodische, von äusseren Einwirkungen direct nicht beeinflusste Schwankungen der Capacität lebender Zellmembranen zur Imbibition von Wasser; Schwankungen die in der Zu- und Abnahme des Expansionsstrebens, beziehendlich der Dehnbarkeit der von Wasser durchtränkten Membranen sich äussern, und die den Schwankungen des Imbibitionsvermögens für Wasser des Protoplasma wesentlich ähnlich, zunächst aber dadurch von ihnen verschieden sind, dass die Perioden, nach deren Verlauf Zu- und Abnahme wechseln, von längerer Dauer, und dass Steigen oder Sinken des Expansionsstrebens meist durch längere Pausen der Ruhe von einander getrennt sind.

---

1) Hofmeister a. a. O. p. 106.

2) Hofmeister in Flora 1858, p. 8 und 1862, Anhang.

3) Zahlreiche übereinstimmende Beobachtungen, auf welche diese Angaben sich gründen, wurden im Sommer 1865 im heidelberger botan. Garten durch Rosanoff angestellt. — Die Beobachtung der Pflanzen im Lichte und in freier Luft giebt ein ganz umgekehrtes Resultat: das Thränen unterbleibt während des Tages, die gesteigerte Verdunstung erschöpft dann den Wassergehalt der Pflanze. Der Saftausfluss tritt erst zur Nachtzeit ein, und ist bei Thaufall am intensivsten. Vgl. Duchartre in Ann. sc. nat. 4. Sér. 12, p. 232.

§ 39.

Verhalten der pflanzlichen Membranen zum polarisirten Lichte.

Alle völlig ausgebildeten, erhärteten vegetabilischen Zellhäute sind nicht einfach lichtbrechend. Jeder durch sie gehende Lichtstrahl gemeinen Lichts wird, theilweise wenigstens, in polarisirtes Licht verwandelt. Diese Polarisation findet statt, sowohl dann, wenn der Lichtstrahl auf die Fläche der Membranen als auch wenn er auf Durchschnitte von Membranen, die perpendiculär zur Ebene derselben geführt sind, in einer Richtung parallel der Membranfläche fällt [1].

Bei der geringen Masse der Zellmembranen tritt diese ihre Einwirkung auf das durch sie gehende gemeine Licht nur dann hervor, wenn sie mittelst einer Beobachtungsmethode untersucht werden, welche die Beimengung auch einer geringen Zahl von Strahlen polarisirten Lichtes zu einem Strahlenbüschel gemeinen zu erkennen giebt. Es bedarf zur Erkennung der charakteristischen optischen Eigenschaften der Pflanzenmembranen der Anwendung des Polarisationsmikroskopes.

Und zwar eines Polarisationsmikroskops, welches den Gebrauch stärkerer Vergrösserungen, mindestens 300 der Linie, noch gestattet. Der zweckmässigste, dem Mikroskope beizugebende Polarisationsapparat besteht in zwei um die Achse des Mikroskopes drehbaren Nicol'schen Prismen, deren eines, der Polarisator, zwischen Beleuchtungsspiegel und Objecttisch angebracht wird; deren zweites, der Analysator, oberhalb des Objectivs zwischen diesem und dem Ocular, oder auf dem Ocular, seinen Platz erhält. Die Anbringung des Analysators dicht über dem Objectiv, in der Röhre des Mikroskops, erachte ich für die bequemere: sie gewährt die Vortheile eines unbeengten Gesichtsfelds und einer stärkeren Vergrösserung. Da durch Anwendung des Polarisationsapparats die Intensität des Lichtes auf mindestens ein Viertel herabgedrückt wird (abgesehen von dem weiteren Verluste durch Absorption innerhalb der Theile des Apparats), so ist es unerlässlich, sehr intensives Licht zur Untersuchung zu verwenden am zweckmässigsten wird (nach v. Mohl's Vorschlag) eine Sammellinse kurzer Brennweite oberhalb des Polarisators dicht unter der Oeffnung des Objecttisches angebracht. Die Polarisationsapparate, welche Hartnack seinen Mikroskopen beigiebt, entsprechen allen billigen Anforderungen. Sie gestatten die deutliche Beobachtung im diffusen Tageslichte noch bei 600facher Vergrösserung.

Bringt man einen senkrecht auf die Membran geführten Durchschnitt einer Zellwand unter das Polarisationsmikroskop, dessen Nicol'sche Prismen mit ihren Polarisationsebenen senkrecht zu einander (gekreuzt) stehen, dessen Gesichtsfeld also verdunkelt ist, so erscheint der Membrandurchschnitt in der Farbe des Gesichtsfeldes, also dunkel, wenn die Richtung der Membranfläche mit derjenigen der Polarisationsebene des einen der beiden Nicols zusammenfällt, eine Stellung, welche als orthogonale bezeichnet werden mag; — erhellt und in bestimmten, meist niederen Interferenzfarben (grauweiss) dagegen, wenn jene Richtung gegen die sich kreuzenden Polarisationsebenen geneigt ist; und es ist die Helligkeit eine um so grössere, je stärker die Neigung ist; am höchsten ist sie bei der stärkst möglichen Neigung von 45° gegen die Polarisationsebenen des Nicol'schen Prismen; bei der diagonalen Stellung des Präparats. Der Durchschnitt einer planen, geradlinigen Membran hat im Polarisationsmikroskope zwei um 90° von ein-

---

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 1.

ander entfernte Stellungen grösster Helligkeit, und zwei je um einen halben Quadranten von diesen entfernte Stellungen voller Dunkelheit; die zwischen diesen liegenden Stellungen zeigen gradweise Uebergänge von hell zu dunkel. Der Querdurchschnitt einer cylindrischen oder prismatischen Zelle erscheint demgemäss auf dem dunklen Gesichtsfelde als ein heller Ring, der vier Stellen grösster Helligkeit hat, und von vier Stellen grösster Dunkelheit unterbrochen ist: die Zelle erscheint mit einem dunklen Kreuze bezeichnet, von dessen vier Armen zwei einander opponirte mit der Polarisationsebene des Polarisators, die beiden anderen mit derjenigen des Analysators zusammenfallen; und zwischen dessen Endpunkten vier Stellen grösster Helligkeit liegen. — Optische Durchschnitte von Membranen verhalten sich ebenso, wie durch das Messer hergestellte. Die Umgränzung eines von der Fläche der Membran aus gesehenen Tüpfels (dessen Kanal der Achse des Mikroskops parallel steht) zeigt das nämliche Verhalten, wie ein kreisrunder Durchschnitt einer Zelle: der Tüpfel ist mit dem sogenannten Polarisationskreuze bezeichnet, auch die engsten[1]. Es geht hieraus hervor, dass die moleculare Structur, welche die polarisirende Wirkung der Membrandurchschnitte bedingt, noch auf die Innenwände der Tüpfelkanäle auch in den Fällen sich fortsetzen muss, in welchen direct nicht gesehen werden kann, dass an den Eingängen der Tüpfelkanäle die Lamellen geschichteter Zellhäute umbiegen, und den Tüpfelkanal eine Strecke weit begleiten.

Von der Fläche gesehene Membranen haben zwei in ähnlicher Art zu einander geordnete Stellungen grösster und geringster Helligkeit. In Membranflächen, die eine deutliche Streifung erkennen lassen, ist die Lage grösster Helligkeit diejenige, bei welcher die Streifen (bei Vorhandensein mehrerer Streifensysteme das stärkst ausgebildete) in diagonaler Stellung sich befindet; die Lage geringster Helligkeit diejenige der orthogonalen Stellung der einzigen oder der deutlichst hervortretenden Streifen.

Die pflanzlichen Membranen sind in verschiedenen Graden doppeltbrechend, im Allgemeinen nur in sehr geringem Grade. Dünne Schichten derselben — Durchschnitte von einer so geringen Dicke, wie sie für zur mikroskopischen Beobachtung bestimmte Präparate wünschenswerth ist — zeigen im Polarisationsmikroskope bei Anwendung weissen Lichtes nur die niedersten der Interferenzfarben, welche doppeltbrechenden Körpern im Polarisationsapparate nothwendig zukommen: das Präparat erscheint bei gekreuzter Stellung der Nicols an den Stellen grösster Helligkeit grau, bläulich oder weiss; bei paralleler Stellung derselben in der Lage mindester Helligkeit gelblich bis braunviolet. Farben höherer Ordnung treten nur an wenigen, besonders dicken und dichten Membranen hervor: z. B. an denen der Stammzelle des Dasycladus claraeformis, vielen Bastzellen, Durchschnitten des Endosperms der Phytelephas macrocarpa. Aus diesem Auftreten von Interferenzfarben ergiebt sich, dass gemeines Licht beim Durchgange durch pflanzliche Membranen (und pflanzliche organisirte Gebilde überhaupt) nicht blos in einer Ebene polarisirt wird (wie etwa bei Polarisation durch einfache Brechung z. B. bei Brechung von gemeinem Lichte durch ein System geneigter unter sich paralleler, mit Luftschichten wechselnder Glasplatten, oder beim Durchgange gemeinen Lichts durch sehr enge Spalten), sondern dass durchfallendes Licht in

1) Schacht, Pflanzenzelle, p. 431.

zwei verschiedenen Ebenen polarisirt wird. Soweit die Beobachtung reicht, stehen diese Ebenen aufeinander senkrecht, wie in doppeltbrechenden Krystallen. — Häufig ist die doppeltbrechende Wirkung pflanzlicher Membranen so gering, dass sie erst dann deutlich hervortritt, wenn zwischen den Polarisator und das Object eine doppeltbrechende Platte in diagonaler Stellung der optischen Achsen eingeschaltet wird, welcher den zur Beleuchtung dienenden Lichtstrahlen eine bestimmte Interferenzfarbe ertheilt.

Zu dem Ende wird gemeinhin eine dünne Platte von Gyps oder Glimmer verwendet, welche man auf die obere Fläche der über dem Polarisator angebrachten Beleuchtungslinse legt. Es ist zweckmässig, sehr dünne Platten zu wählen; solche welche Farben der I. Ordnung, bei gekreuzter Stellung der Nicols Grau, Weiss, Gelb oder Roth geben. Bei diesen niedrigsten Farben wird durch Einbringung eines doppeltbrechenden Körpers gegebener Dicke der Farbenton weit beträchtlicher geändert, als bei Farben höherer Ordnung[1]). Man giebt der Platte diejenige Stellung, in welcher sie die Interferenzfarbe mit höchster Intensität zeigt: eine Stellung, bei welcher selbstvertsändlich die Polarisationsebenen des durch sie doppelt gebrochenen Strahlen mit den Polarisationsebenen der beider Nicols Winkel von 45° bilden.

Wenn die Polarisationsebenen der durch eine pflanzliche Zellmembran doppelt gebrochenen beiderlei, ordinären und extraordinären Strahlen parallel stehen mit der Polarisationsebene der gleichnamigen, durch die doppeltbrechende Krystallplatte gegangenen Lichtstrahlen, so wirkt das im Polarisationsmikroskope betrachtete Object ähnlich wie eine örtliche Verdickung jener Platte. Die Interferenzfarben der Strahlen, zu welchen im Analysator die mit einer Phasendifferenz durch die doppeltbrechende Platte und die Membran gegangenen zweierlei Lichtstrahlen zerlegt werden, erscheinen dann in der Skala der Farbentöne der Newton'schen Ringe erhöht; es treten Farben einer höheren Ordnung auf, Additionsfarben. Stehen dagegen die Polarisationsebenen des Objects (der Zellmembran) senkrecht zu den gleichnamigen Polarisationsebenen der doppeltbrechenden Platte, fällt die Polarisationsebene des extraordinären Strahls in der Zellmembran zusammen mit der des ordinären in der doppeltbrechenden Platte, und umgekehrt, so wirkt das Object so, als ob eine örtliche Verdünnung oder Unterbrechung der doppeltbrechenden Platte vorhanden wäre: das Object erscheint in Subtractionsfarben. Wird z. B. in das Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskop, welches bei orthogonaler gekreuzter Stellung der Nicols durch Einschaltung einer Gypsplatte gegebener Dicke mit dem Farbentone des Roth I. Ordnung gefärbt ist, der Durchschnitt senkrecht auf die Fläche einer Zellmembran gebracht, so erscheint diese in jeder orthogonalen Stellung in der Farbe des Gesichtsfeldes; in der einen diagonalen Stellung in der Färbung zu dem Blau II. Ordnung erhöht, in der anderen diagonalen Stellung zum Gelb I. Ordnung erniedrigt.

Die Stellung der Polarisationsebenen der ordinären Strahlen, welche aus senkrecht auf die Membranfläche geführten Durchschnitten pflanzlicher Zellhäute austreten, ist entweder senkrecht zur Membranfläche (beziehendlich zu den Schichten von Membranen von deutlich lamellöser Structur) oder damit parallel. Im erstern Falle ist die Polarisationsebene der extraordinären Strahlen der Membranfläche (beziehendlich Schichtenfläche) parallel, im zweiten zu ihr senkrecht. Jenes gilt (mit seltensten Ausnahmen) von den Membranen der inneren Theile der Pflan-

---

1) v. Mohl in Poggend. Ann.; Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 3, p. 83.

zen und auch von den epidermoïdalen Membranen der meisten complicirt und einfachst gebauten Gewächse, so weit sie nicht cuticularisirt sind: dieses von den cuticularisirten Membranen oder Membranschichten und den nicht cuticularisirten Membranen einiger weniger Meeresalgen aus der Gruppe der Siphoneen. Durchschnitte cuticularisirter und aus Cellulose bestehender Membranen zeigen demgemäss, bei gleicher diagonaler Lage in dem durch eine doppeltbrechende Platte gefärbten Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskops, verschiedenartige, zu einander nahezu complementäre Färbungen[1].

Man bestimmt die Lage der (diagonalen) Polarisationsebenen der ordinären und extraordinären Strahlen der zur Färbung des Gesichtsfelds ins Polarisationsmikroskop (dessen Nicols gekreuzt stehen) eingeschalteten doppeltbrechenden Platte bequem durch die Untersuchung eines dünnen keilförmigen Stücks eines Kalkspathkrystalls, welches von einer der Flächen des Krystalls so abgesprengt ist, dass an ihm eine der stumpfen Ecken des Krystalls erkennbar bleibt, welche die Pole der Krystallachse bezeichnen (es ist leicht, von einem grösseren Kalkspath solche Splitter abzutrennen, deren einen man dann zweckmässig in Balsam zwischen Glasplatten fasst). Fällt die Krystallachse mit der einen oder der anderen Polarisationsebene der doppeltbrechenden Platte zusammen, so zeigt der Kalkspathsplitter Additions- oder Subtractionsfarben. Da die Polarisationsebene seiner extraordinären Strahlen zur Krystallachse senkrecht steht, die seiner ordinären Strahlen im Hauptschnitte liegt, so folgt, dass diejenige Richtung der Achse des Krystalls, in welcher derselbe in additioneller Färbung erscheint, die Richtung der Polarisationsebene der ordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte bezeichnet; die Stellung der Krystallachse, bei welcher der Kalkspathsplitter Subtractionsfarbe zeigt, drückt die Richtung der Polarisationsebenen der extraordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte aus. Dem (optisch negativen) Kalkspath übereinstimmend verhalten sich die Cellulosehautdurchschnitte, wenn der Durchmesser senkrecht zur Membranfläche dieser der Krystallachse jenes gleich gestellt wird[2].

Es ergiebt aus dem Vorausgeschickten sich von selbst, dass eine Membran, die zum Theil aus Cellulose- zum Theil aus cuticularisirten Schichten besteht, unter den gegebenen Verhältnissen verschiedene Färbung der Cuticula und der Zellhautstoffschicht zeigt. Ein Durchschnitt der freien Aussenfläche der Blattepidermiszellen von Aloë margaritifera z. B. zeigt im Roth I. Ordnung, wenn die Richtung der Membranflächen mit derjenigen der Polarisationsebene der ordinären der doppeltbrechenden Platte zusammenfallen, die Cuticula in blauer (Additions-), die Cellulose in gelber (Subtractions-) Färbung.

Mit den Zellmembranendurchschnitten des Pflanzeninnern stimmen in der Stellung der Polarisationsebene des aordinären Strahls senkrecht zur Membranfläche überein diejenigen der Häute der Embryosäcke und der Keimbläschen — auch die der Ausstülpungen der Embryosäcke von Pedicularis sylvatica, und die in diesen von Wand zu Wand verlaufenden Zellhautstoffbalken; — der Spiralfaserzellen, der verhüllten Orchideenwurzeln[3]; der Zellwände der Stängel und Blätter der Characeen, der Confervaceen, von Oedogonium, Cladophora; und der meisten Zellreihen bildenden und einzelligen Algen und Pilze, auch derjenigen Algen mit gallertartigen Membranen, wie z. B. Bangia[4]), Gloeocapsa, auch die von Vaucherien, Saprolegnien und Diatomeen, der Membranen der Pollenschläuche (von Crocus, Asclepias z. B.). — Der Cuticula gleichartig verhalten sich die Zellmembranen des Korks und Periderms[5]), die Exine von Pollenkörnern (die Wirkung wird mit Sicherheit an zarten Durchschnitten constatirt; meist ist sie schwach, z. B. beim Pollen von Mirabilis Jalapa, Cucurbita Pepo, Astrapaea Wallichii; bei Ersterem in der ganzen Masse der Membran gleichartig (die Intine ist bei der Reife noch nicht erhärtet); die äussere Membran von Sporen höherer Kryptogamen, die Cuticula des Scheitels der Embryosäcke mancher Phanerogamen. Eine auffallende Abweichung von dieser so durch-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 11. 2) Derselbe a. a. O. 3) Derselbe a. a. O. p. 11.
4) v. Mohl, ebendas. 5) Derselbe, ebendas.

haben, sind einfach brechend, — sie entbehren auch im gemeinen Lichte der Interferenzfarben, welche die nicht firnissgetränkten Schalen in auffallender wie in durchfallender Beleuchtung sehr deutlich zeigen. Sorgfältig ausgewaschene und getrocknete, aus Fluorsilicium niedergeschlagene Krusten dagegen werden durch Tränkung mit Firniss oder Balsam in ihrer Doppeltbrechung nur beeinträchtigt, aber nicht dieser völlig beraubt.

§ 40.

Ueber die Molecularstructur pflanzlicher Zellmembranen.

Die Erscheinungen der Doppeltbrechung des Lichtes durch vegetabilische Membranen gestatten ebenso, wie die Vorgänge der Quellung und Schrumpfung derselben bei der Aufnahme und dem Verluste von Imbibitionsflüssigkeiten einige sichere Schlüsse und eine Reihe berechtigter Voraussetzungen in Bezug auf den feineren, durch das Mikroskop nicht direct wahrnehmbaren Bau pflanzlicher Zellhäute. Diese Schlüsse und Unterstellungen gehen grossentheils nach derselben Richtung; sie unterstützen und decken sich gegenseitig.

Die Ursache der Doppeltbrechung der vegetabilischen Membranen kann nicht in dem Bestehen von Spannungsdifferenzen zwischen bestimmten Theilen (Schichten, Streifen) derselben gesucht werden, von Spannungsdifferenzen, wie sie beispielsweise bei der Compression oder Expansion des (isotropen) Glases entstehen, und die Anisotropie desselben hervorrufen [1]). Denn es wird das Verhalten der (mit Wasser getränkten) Zellhäute zum polarisirten Lichte nicht geändert, wenn die Membran mechanisch ausgedehnt oder zusammengedrückt wird. »Man kann die Schichten einer von Wasser durchdrungenen Caulerpamembran durch Biegen und Falten auseinanderziehen und verkürzen, so dass die Differenz zwischen den beiden Extremen einer Verlängerung von 42% und einer Verkürzung von 30% gleichkommt, ohne eine dem Auge bemerkbare Aenderung der Interferenzfarben hervorzurufen, während im isotrop gewordenen Glasfaden eine Dilatation von $^1/_{10}$% genügt, um die Farbe merklich zu modificiren. Verschiedene Zellmembranen verhalten sich ganz ähnlich wie Caulerpa, und man muss als charakteristisches Merkmal der durchdringbaren organischen Körper anführen, dass sie verhältnissmässig ganz enorme mechanische Veränderungen erfahren können, ohne dass die denselben entsprechenden optischen Reactionen entstehen. Diese Eigenthümlichkeit wird nicht etwa durch die chemische Natur bedingt, denn Verbindungen, die der Cellulose verwandt sind und eine analoge Zusammensetzung haben, wie Gummi, Dextrin, Zucker verhalten sich wie Glas oder wie die Krystalle. Uebrigens ist einleuchtend, dass bei solchen Erscheinungen nur die physikalische Beschaffenheit maassgebend sein kann« [2]).

Die Vorstellung von der Untheilbarkeit der Materie fordert mit Nothwendigkeit die Annahme, dass bei der Imbibition einer Flüssigkeit durch einen festen Körper kleine feste Theilchen desselben (Molecüle, kleinste denkbar frei vorkommende Theilchen seiner Substanz, oder Gruppen veränderlicher, aber für den einzelnen Fall bestimmter Grösse und Gestalt, Complexe solcher Molecüle, mit

1) Wie durch Max Schultze versucht worden: Müller's Archiv f. An. u. Physiol. 1861, p. 204; Verhandl. d. naturf. Ver. d. Rheinl. u. Westph. 20, 1863, p. 21.

2) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1862, 8. März p. 201 des Separatabdr.

ordinären Strahlen einer Gypsplatte, welche Roth I. Ordnung giebt, blau II. O., der longitudinale Durchschnitt der Membran gelb I. O. Bei gleicher Stellung einer Wurzelzelle ist der Membrandurchschnitt additionell, die Membranfläche subtractionell gefärbt. — Bei Cladoph. hospita verlauft die Längsstreifung zur Zellenachse steil geneigt: die Zellhautfläche zeigt Subtractionsfarben, wenn die Streifung der Polarisationsebene des ordinären Strahls der Gypsplatte parallel gestellt wird. Die Fläche der Zellmembranen der Valonia utricularis lässt in der Regel die zur Achse der keulenförmigen, gestreckten Zellen rechtwinklige, transversale Streifung am stärksten hervortreten. Stellenweise ist aber die longitudinale, zu jener nahezu senkrechte Streifung stärker ausgeprägt. Die Polarisationsebene der ordinären Strahlen steht gemeinhin der Zellenachse parallel, senkrecht zur transversalen Streifung (so dass die Fläche der Zellhaut dem Durchschnitt derselben entgegengesetzt gefärbt erscheint, wie bei Chara); stellenweise aber ist die Stellung dieser Ebene um beinahe 90° verschieden; die Membranfläche erscheint örtlich in den gleichen Farben, wie der Längsdurchschnitt der Membran. — In den schräggestreiften Membranen gestreckter Zellen von Gefässpflanzen, in Bast-, Holz- und Gefässzellen, ist die Polarisationsebene des senkrecht zur Fläche durch sie gegangenen ordinären Strahls, weil senkrecht zur Streifung, geneigt gegen die Längsachse der Zelle. Die Zellhautfläche erscheint in intensivster Färbung, wenn die (der Anordnung spaltenförmiger Tüpfel, oder derjenigen dünnsten Wandstellen von Spiral- oder Treppenzellen parallele) Streifung diagonal zu den Polarisationsebenen der Nicols steht[1]; — beträgt der Neigungswinkel der Streifung zur Zellenachse 45°, wie z. B. ziemlich regelmässig in den Holzzellen der Taxineen, so geschieht dies bei orthogonaler Stellung der Zelle; ist die Neigung geringer oder grösser, bei einer Stellung der Längsachse der Zelle, die um den Neigungswinkel der Streifung von der Polarisationsebene des Polarisators oder des Analysators divergirt. Der Fläche der grossen Gefässzellen von Iriartea exorhiza z. B., deren Tüpfel und schwach ausgeprägte Streifung in unter einem Winkel von etwa 65° zur Zellenachse ansteigende Schraubenlinien geordnet sind, erscheint im roth I. O. gefärbten Gesichtsfelde blau (Additionsfarbe), wenn bei von rechts oben nach links unten gerichteter Schrägstreifung die Längsachse der Zelle um etwa 25° von der Medianebene des Polarisationsmikroskops nach links zu der Polarisationsebene des aus der doppeltbrechenden Platte austretenden extraordinären Strahls hin divergirt, indem dann die Polarisationsebenen der ordinären Strahlen in Zellhautfläche und Gypsplatte zusammenfallen. In der um 90° davon entfernten Stellung ist die Wandfläche gelb. Aehnlich die Spiralgefässe derselben Palme, und bei anderen Neigungswinkeln zur Zellenachse die Treppenzellen der Gefässbündel von Pteris aquilina u. v. A. Die gleiche Stellung senkrecht (die aordinären) und parallel (die extraordinären) zu den minder quellenden schraubenlinigen Bändern, haben die Polarisationsebenen der Strahlen, welche durch die Flächen der aufquellenden Epidermiszellenmembranen von Cruciferensamen (Teesdalia) und Theilfrüchten von Salvien (S. Horminum) gegangen sind. Die entgegengesetzte Stellung der Polarisationsebenen zur Streifung der Zellhautflächen zeigen Bryopsis plumosa, ferner eine dünnwandige, langgliedrige Chaetomorpha (Ch. crassa Kütz.?). Bei der ersteren ist die Längsstreifung die allein sichtbare, bei der zweiten die deutlichst hervortretende Differenz der Lichtbrechung verschiedener Stellen der Membranfläche. Bryopsis plumosa zeigt bei diagonaler Stellung der Zellenachse, im optischen Längsdurchschnitte und in der Fläche der Membran die gleiche Färbung, obwohl in den Durchschnitten der Membran die Polarisationsebene der extraordinären Strahlen senkrecht auf der Membranfläche steht; obwohl sie somit auch zur Streifungsrichtung senkrecht ist. Bei jener dünnwandigen Chaetomorpha steht die Polarisationsebene der ordinären Strahlen der Membrandurchschnitte senkrecht auf deren Flächen, in der Flächenansicht der Membran ist sie der Längsachse der Zelle parallel. Zeigt der optische Längsdurchschnitt der Membran Subtractionsfarben, so ist die Membranfläche additionell gefärbt.

Auch Membranen, die keinerlei Streifung oder Schichtung direct erkennen lassen, wirken doppeltbrechend auf Lichtstrahlen, welche die Membranflächen treffen. Diese Erscheinung ist eine ganz allgemeine, wenn auch die Wirkung

1) v. Mohl a. a. O. p. 14.

(insbesondere die Aenderung des Farbentones des gefärbten Gesichtsfeldes des Polarisationsmikroskops), in vielen Fällen eine nur äusserst geringe ist. Die Stellung der Polarisationsebenen der durch solche Membranen gebrochenen Lichtstrahlen ist in jedem gegebenen Falle eine ganz bestimmte: rechtwinklig und parallel zur Zellenachse bei vielen niederen Algen; — zur Zellenachse in demselben Winkel und um 90° entgegengesetzt geneigt, wie schraubenlinige Verdickungen, oder schraubenlinig geordnete Unterbrechungen der Verdickung der Wand bei Muscineen und Gefässpflanzen. Die Polarisationsebene der ordinären Strahlen steht im ersteren Falle zur Zellenachse in der Regel senkrecht; im zweiten rechtwinklig zur Richtung der Verdickungen oder der spaltenförmigen Tüpfel.

Die Stellung der Polarisationsebene der durch die Membranfläche gegangenen ordinären Strahlen senkrecht zur Zellenachse, analog den Cladophoren zeigen z. B. alle darauf untersuchten Spirogyren, Oedogonien, ferner Botrydium argillaceum, Schizosiphon gypsophilus Kütz.; ebenso die mit Bryopsis so nahe verwandten Vaucherien, Codium tomentosum, der Saprolegnien, aller in dieser Beziehung beobachteten Schimmelpilze und Fleischpilze. Die Membranfläche der mit der Achse diagonal liegenden Zelle erscheint hier dem optischen Durchschnitte der Membran gleichfarbig, da in diesem die ordinären Strahlen senkrecht zur Hautfläche polarisirt sind. Umgekehrt in ihrem Verhalten, in der Fläche zu den in gleicher Richtung liegenden Längsdurchschnitt complementär gefärbt, ist die nicht cuticularisirte Membran der Zellen von Hydrodictyon utriculatum, der grossen, chlorophyllhaltigen, quergestreckten Zellen in den Blättern der Kiefern. In den meisten Zellen von Gefässpflanzen, an deren Membranen keine Streifung beobachtet wird, ist die Stellung der Polarisationsebene auf die Wandfläche gefallener Strahlen zur Zellenachse geneigt: z. B. Parenchymzellen des Blattes von Aloe margaritifera, des Stammes von Pteris aquilina u. s. w. — Die gar nicht oder nur höchst undeutlich gestreiften Membranflächen der Zellen von Acetabularia und von Caulerpa zeigen, im Polarisationsmikroskop von der Fläche gesehen, stellenweise Additions- und stellenweise Subtractionsfarben, analog der Valonia[1]). Die Membran der oberen Fläche des Schirms von Acetabularia mediterranea erscheint, bei zur Polarisationsebene des ordinären Strahles der doppeltbrechenden Platte senkrechter Lage der Tangente des freien Aussenrandes, in den peripherischen Theilen in additioneller, gegen das Centrum hin in subtractioneller Färbung.

Die pflanzlichen Zellmembranen erhalten die doppeltbrechende Eigenschaft erst einige Zeit nach ihrer Anlegung. Ganz junge, eben neu gebildete Membranen sind isotrop. Die Anisotropie tritt ein auch an solchen Membranen, welche dieselbe Dicke beibehalten, die sie im einfach brechenden Zustande besassen.

Diese Thatsache ist mit Leichtigkeit zu constatiren an Zellen von Cladophora fracta und glomerata, die in Theilung begriffen sind. Der optische Durchschnitt in Ausbildung begriffener und eben fertig gewordener Scheidewände bricht das Licht nicht doppelt. Ebenso die jüngsten Zellwände des Cambium auf Querdurchschnitten phanerogamer Stämme, die in l e b h a f t e r V e g e t a t i o n begriffen sind (z. B. von Astragalus cicer, Ricinus communis, Malpighia fucata, Cereus peruvianus, Pinus Laricio; — in Durchschnitten an Stämmen, die in der Winterruhe sich befinden, sind alle Zellmembranen doppeltbrechend). Die erwähnten Membranen erhalten sämmtlich mit vorrückendem Alter die Eigenschaft der Doppeltbrechung, noch bevor sie eine merkliche Zunahme der Dicke erkennen lassen. — Der Zellhautstoffring, dessen Anlagerung an die Innenwand der Theilung einer Zelle der Oedogonien voraufgeht, ist einfach brechend bis er seine volle Dicke erreicht hat. Er wird dann aber noch vor dem Aufbrechen der Zelle anisotrop, zum Mindesten in seinen äussersten, dem Zelleninhalt angränzenden Schichten.

Die doppeltbrechende Wirkung pflanzlicher Zellmembranen ist im Allgemeinen um so grösser, je dichter und fester die Membranen sind. Doch giebt es sehr

1) Nägeli a. a. O.

harte und dichte Membranen, die kaum eine Spur von Doppeltbrechung zeigen, z. B. die harte Schicht der Samenschale der Magnolien, die innersten Schichten der Holzzellen von Pinus silvestris und Strobus. — Die Anisotropie der Zellhaut geht verloren, wenn die Membranen in einen Zustand extremen Aufquellungsvermögens übergehen; in manchen Fällen schon während des ersten Beginns des Quellens, so z. B. bei der Umbildung der Häute der Markzellen von Astragalus creticus zu Traganth, von Holzzellen der Prunus avium zu Kirschgummi.

Die äusserste, je zwei Nachbarzellen gemeinsame Lamelle der Membran von Markzellen des Astralus creticus, deren Wandsubstanz in Traganthgummi sich umwandelt, ist noch doppeltbrechend, wenn die dicken, inneren, bereits etwas aufgequollenen Membranschichten jede Spur der Doppeltbrechung eingebüsst haben. — Die aus dem Zusammenhange gelösten Zellen des Holzparenchyms oder der Markstrahlen von Prunus avium, die man in den von Kirschgummi erfüllten Lücken des Holzkörpers des Kirschbaumes nicht selten findet, zeigen häufig theils auf einzelnen Stellen der Wand, theils in der ganzen Ausdehnung derselben, den Verlust der Fähigkeit zur doppelten Brechung des Lichts, ohne dass eine merkliche Auflockerung der nicht verflüssigten Schichten der Zellhaut vorhanden ist. Die einfach brechend gewordenen Membranstellen haben an Dicke nicht zu- an Lichtbrechung nicht wahrnehmbar abgenommen. Ihre Umrisse, namentlich die ihrer Tüpfel, sind ebenso scharf gezeichnet wie diejenigen der noch doppelt brechenden Membranstellen.

Die Asche sehr kieselhaltiger Zellmembranen besitzt die nämlichen doppeltbrechenden Eigenschaften, wie dieselben Membranen vor der Einäscherung[1]. So die Asche von Diatomeenzellmembranen, und die der Epidermis von Equiseten.

Viele Diatomeenschalenasche ist nur sehr schwach doppeltbrechend: so die der Campylodisci und Naviculae, welche die Hauptmasse des Kieselguhrs von Eger darstellen. Sehr stark doppeltbrechend sind dagegen die geglühten Membranen der Pleurosigmen. Die glatten Seitenflächen der Zellen, welche in den bekannten Bourgogne'schen Präparaten zwischen den als Probeobjecten benutzten, netzförmig gezeichneten Endflächen in Form rhomboïdischer Rahmen sich finden, und die Durchschnitte senkrecht zur Fläche des Aschenskelets einer Zellmembran darbieten, erhöhen z. B. das Gelb I. O. des Gesichtsfelds in Violet II. O., wenn die Richtung der Membranfläche mit der Polarisationsebene des extraordinären Strahles der doppeltbrechenden Platte zusammenfällt; sie erniedrigen jenes Gelb zu Weiss I. O., wenn diese Richtungen sich rechtwinklig kreuzen. Sie verhalten sich somit gleich dem Durchschnitt senkrecht auf der Fläche einer gemeinen Cellulosemembran. — Die Endflächen erscheinen bei der Seitenfläche paralleler Lage in diesen gleichen Farben; die Polarisationsebene der aus der Endfläche tretenden extraordinären Strahlen ist ihrem grössten Durchmesser parallel. Die Fläche erhöht das Gelb I. O. zu Roth, wenn ihr grösster Durchmesser mit der Polarisationsebene des ordinären Strahls der Gypsplatte sich kreuzt; er erniedrigt es zu Weiss, wenn er dieser Ebene parallel ist. Bei Surirella gemma dagegen steht die Polarisationsebene der ordinären Strahlen in den Endflächen longitudinal: Endfläche und optischer Durchschnitt der Seitenflächen erscheinen bei gleicher Lage entgegengesetzt gefärbt. Auch die Schalen der blasenförmigen Concretionen aus fluorsiliciumhaltiger Kieselerde, welche sich bilden, wenn Fluorsiliciumdämpfe mit Wasserdampf in Berührung treten, sowie Opale und Hyalithe sind doppeltbrechend; — die Polarisationsebene des ordinären Strahles steht auch hier, in Durchschnitten senkrecht auf die Flächen oder Schichtungen der Kieselerdemassen, senkrecht auf den Flächen oder Schichten[2].

---

1) v. Mohl a. a. O.

2) Max Schultze, Verhandl. naturhist. Ver. f. Rheinland u. Westph., Jahrg. 20, 1863, p. 12. — M. Schultze zieht aus der richtigen Beobachtung, dass die Endflächen des Pleurosigma angulatum nach Tränkung mit Firniss isotrop werden, den irrigen Schluss, dass die Diatomeenschalen nicht doppeltbrechend, sondern nur depolarisirend wirken (a. a. O. p. 39); — eine Folgerung, deren Unhaltbarkeit aus dem Verhalten der Endflächen im gefärbten Gesichtsfeld

Die Doppelbrechung pflanzlicher Zellmembranen wird in hohem Grade beeinflusst von der Durchtränkung der Membranen mit Flüssigkeiten verschiedener Art. Trockene Zellmembranen wirken allgemein auf das polarisirte Licht schwächer ein, als von Flüssigkeiten durchtränkte und umgebene. Die Doppelbrechung von Membranen, die Flüssigkeit imbibirt haben, ist nicht durchweges um so intensiver, je stärker das Brechungsvermögen der betreffenden Flüssigkeit ist, je näher dieselbe in dem Brechungsindex an der Substanz der Zellmembran steht: in vielen Fällen verleiht eine Imbibitionsflüssigkeit geringeren Brechungsvermögens (z. B. Wasser) der zuvor trockenen Zellmembran eine stärkere Wirkung auf das polarisirte Licht, als solche von höherem (z. B. Aether, Alkohol; in einzelnen Fällen selbst Cassia- und Anisöl).

Das verschiedenartige Verhalten trockener und durchfeuchteter Membranen im Polarisationsmikroskope ist eine höchst augenfällige Erscheinung. Bringt man einen dünnen Längs- oder Querschnitt völlig trockenen Coniferenholzes, trockene leere Zellhäute von Oedogonien, Samenhaare von Epilobium oder Asclepias, Durchschnitte von Epidermis und Rinde von Cereus peruvianus u. dgl. m.[1] in das durch Kreuzung der Nicols verdunkelte Gesichtsfeld, so erscheinen die hellsten Stellen der Objecte im matten Grau I. O. Sie flammen sofort zu hellem Weiss auf, wenn Wasser zu den Durchschnitten tritt. Ist das Gesichtsfeld durch Einschaltung einer doppeltbrechenden Platte gefärbt, so werden die von dem Farbentone des Gesichtsfelds abweichenden Färbungen der trockenen Objecte durch Zusatz einer Imbibitionsflüssigkeit nicht nur lebhafter, sondern häufig auch etwas modificirt. Die langen einzelligen dünnwandigen Haare des Grundes der Scheinfrucht (des hohlen Blüthenbodens) der Rosa villosa L. z. B. zeigen im Gelb I. O. bei diagonaler, und mit der Polarisationsebene des extraordinären Strahles der doppeltbrechenden Platte zusammenfallender Stellung der Längsachse rothblaue Färbung des optischen Durchschnitts der Wand, und bei einer um etwa weitere 30° gegen die Polarisationsebene des einen Nicol geneigter Stellung das intensivste rothblaue beziehendlich röthlichgelbe Colorit der Wandfläche. Bei Zusatz von Wasser werden Membrandurchschnitt und Fläche rein blau, beziehendlich gelbweiss. — Verschiedene Membranen verhalten sich in diesen Beziehungen sehr verschieden. So macht es z. B. nur einen geringen Unterschied, ob man Samenhaare von Gossypium völlig ausgetrocknet oder in Wasser liegend unter das Polarisationsmikroskop bringt.

Die Vermuthung liegt nahe: es möge der Unterschied des Verhaltens trockener und durchfeuchteter in Flüssigkeit liegender Membranen zum polarisirten Lichte darin beruhen, dass an den trockenen Membranen zahlreiche sehr kleine, mikroskopisch nicht mit Sicherheit oder gar nicht wahrnehmbare Unebenheiten sich finden, welche bei dem grossen Unterschied ihres Brechungsvermögens von dem der umgebenden Luft zahlreiche spiegelnde und ablenkende, nach allen Richtungen gestellte Flächen den auftreffenden Lichtstrahlen darbieten, und somit eine depolarisirende Wirkung üben müssten. Würde dagegen die Membran von einem Medium annähernd gleichen Lichtbrechungsvermögens umgeben, so würden diese Spiegelungen und Ablenkungen grossentheils wegfallen, und die Doppeltbrechung, ungetrübt durch Beimengung gemeiner, depolarisirter Strahlen, deutlicher hervortreten. Wäre dies der wahre Grund der Erscheinung, so müsste die Doppeltbrechung der Membran um so stärker sich zeigen, je näher das Brechungsvermögen des umgebenden Medium dem hohen Brechungsvermögen der

---

des Polarisationsmikroskops, wie bereits Valentin es angiebt (Valentin, Unters. d. Pfl. u. Thiergew. im polar. Licht, Lpzg. 1861, p. 203) und noch mehr aus dem Verhalten der Durchschnitte senkrecht auf die Fläche der Seitenwände unter gleichen Umständen hervorgeht.

1) Die vollständige Austrocknung erreicht man leicht durch längeres Aufbewahren der Objecte in einem geschlossenen Raume, der eine grössere Quantität geschmolzenen Chlorcalciums enthält. Selbstverständlich dürfen die Objecte nicht in unmittelbare Berührung mit dem Chlorcalcium kommen.

Zellmembran kommt. Und da das Brechungsvermögen der Zellmembranen zwar beträchtlich verschieden, in allen Fällen aber doch erheblich grösser, als das des Wassers ist, so müssten Membranen, welche von stark lichtbrechenden Flüssigkeiten umgeben und durchtränkt sind, intensivere Färbungen im gefärbten Gesichtsfelde zeigen, als dieselben Membranen in Wasser. Dies ist nicht der Fall. Einige Beispiele:

Dünne Schnitte parallel der Fläche aus Cuticularschichten und Epidermiszellen der über Chlorcalcium völlig ausgetrockneten Stammrinde von Cereus peruvianus wirken nicht doppeltbrechend. Höchstens dass, nach Einschaltung einer doppeltbrechenden Platte, in der Umgebung der kreisförmigen Vorhöfe der Spaltöffnungen und in den Durchschnitten der Seitenwände der Epidermiszellen eine schwache Spur abweichender Färbung auftritt. Zusatz von Anisöl (Brechungsexponent = 1,811) lässt jene schwachen Spuren nur sehr wenig deutlicher hervortreten. Wird dagegen zu völlig trockenen und bis dahin wirkungslosen Schnitten Wasser (Brechungsexponent = 1,336) gegeben, so erscheinen die Umgebungen der Spaltöffnungenvorhöfe und die Seitenwände der Epidermiszellen kräftig, die Flächen der Cuticularschichten schwach gefärbt. — Samenhaare von Asclepias curassavica, die in Alkohol (Brechungsexponent 1,372) liegend, im gefärbten Gesichtsfelde an Wandfläche und Durchschnitt nur Andeutungen abweichender Färbung zeigten, erschienen in Wasser liegend intensiv abweichend farbig viele solche Samenhaare sind auch in Alkohol energisch doppeltbrechend; es ist nöthig solche zum Experiment auszusuchen, die dies nicht sind, und sie sodann mit Wasser auszuwaschen). — Die Intensität der abweichenden Farben, welche dünnwandige Haare aus der Scheinfrucht von Rosa villosa L. im farbigen Gesichtsfelde zeigen, wird sehr gesteigert, wenn Aether (Brechungsexponent 1,358) oder Alkohol als Imbibitionsflüssigkeit durch das auf dem Brechungsindex niedriger stehende Wasser ersetzt werden; sie nimmt nicht merklich zu, wenn man nach völliger Austrocknung desselben Haares Anisöl zu demselben giebt. — Durchschnitte von Coniferenholz, oder des Endosperms von Phytelephas macrocarpa, Oedogoniumfäden, Baumwollenfasern zeigen in Wasser glänzendere Farben als in Aether oder Alkohol; freilich auch noch glänzendere in Canadabalsam, Citronenöl, Cassiaöl und Anisöl. Doch schienen mir unter annähernd gleichen Verhältnissen (an von der Fläche gesehenen Membranstellen von ungefähr gleicher Dicke: Tüpfeln bei Phytelephas, Zellen des Frühlingsholzes aus der Wurzel von Pinus Strobus) die Farben brillanter im Citronenöl (Br. E. 1, 527) als im Cassiaöl (Br. E. 1, 641) oder Anisöl (Br. E. 1, 811).

In manchen Fällen wird der Ton der Färbung durch Aenderung der Imbibitionsflüssigkeit modificirt. Dies lässt sich recht anschaulich an den mehrerwähnten Fruchthaaren der Rosa villosa L. nachweisen. Wäscht man ein solches, von Anisöl durchtränktes Haar in Aether, und bringt es sodann in Wasser, so wird das von der Membransubstanz imbibirte, durch den Aether nicht völlig entfernte Anisöl von dem geschlossenen oberen Ende des Haares her durch das Wasser allmälig ausgetrieben, und tritt in Tröpfchen ins Innere des Haares, welche durch eindringendes Wasser vor diesem her getrieben, aus dem offenen unteren Ende austreten, zu einem grösseren Tropfen zusammenfliessend. Liegt ein dünnwandiges solches Haar im Gelb I. O. parallel zur Polarisationsebene des extraordinären Strahls der Gypsplatte, so färbt sich der optische Längsdurchschnitt der Membran in dem Maasse als das Wasser das Oel verdrängt, in höherem Tone: aus Indigo in Grünblau (und bei nur 90° verschiedener Lage aus Gelbweiss in Blauweiss). Noch auffallender verhält sich die Cuticula des Stammes von Cereus peruvianus. Wird diese, an transversalen mit Wasser getränkten Durchschnitten, z. B. im Roth I. O., und in der Lage der Membranfläche parallel der Polarisationsebene der ordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte untersucht, so erscheint sie indigoblau II. O. — Imbibirt sie statt des Wassers Anisöl, so erhöht sich ihre Farbe zum blaugrün II. O.

Die Doppeltbrechung der (geglühten) Endflächen der Pleurosigmazellen wird völlig aufgehoben, wenn dieselben mit Firniss getränkt werden[1]). Jedes Bourgogne'sche Präparat bietet Gelegenheit dies zu sehen: die den Firnissrand berührenden Schalen, welche Firniss imbibirt

1) Max Schultze a. a. O. p. 12.

der Gränze ihrer Fähigkeit zur Wasseraufnahme angelangt; sie ist wassergesättigt[1]). Das Verhältniss der Attraction der nämlichen Substanzkerne unter einander zu ihrer Attraction für eine gegebene Flüssigkeit muss der Modification durch Aenderungen der Temperatur, des hydrostatischen Druckes u. s. w. fähig sein: dies folgt aus der Beeinflussung der Wassercapacität der imbibitionsfähigen festen Körper durch verschiedenartige äussere Einwirkungen.

Die Substanzkerne müssen anisodiametrisch gedacht werden; bestimmte Durchmesser müssen die bevorzugt ausgebildeten sein (S. 229). Daraus folgt, dass die Wasserhüllen nicht im ganzen Umfange des Substanzkerns gleiche Mächtigkeit haben können. Die Ansammlung der Wasserhüllen auf den Aussenflächen der Substanzkerne einerseits, die Cohäsion der Membran andrerseits sind gedacht als bedingt durch die Attraction, welche die Substanzkerne sowohl auf das Wasser als auf einander ausüben. Die Grössen dieser Anziehungen hängen ab von der Quantität der Materie. Dem grösseren Durchmesser entspricht die grössere Anziehung für jede Flächeneinheit. Sowohl für den Fall, dass die Anziehung des Wassers durch die Substanzkerne als eine Function der Masse derselben, wie für den Fall, dass sie als eine Verrichtung der Flächen jener Kerne angenommen wird, muss die Massenattraction der Substanzkerne zu einander in Richtung ihrer grössten Durchmesser am intensivsten wirken; das Verhältniss der gegenseitigen Anziehung der Kerne zur Wasseranziehung derselben stellt sich in diesen Richtungen dem Letzteren am ungünstigsten, die Wasserhüllen werden hier am dünnsten sein[2]).

Die Theorie hat sich Rechenschaft zu geben von den Aenderungen der Capacität für Wasser, wie sie bei der Zunahme des Aufquellungsvermögens vieler Membranen im Laufe der Entwickelung, bei der Einwirkung von Säuren oder Alkalien, in den Reizbewegungen, in den periodischen Bewegungserscheinungen auftreten. Dies hat nach dem Vorausgeschickten keine Schwierigkeit. Die Capacität für Wasser hängt nach denselben ab von der Grösse der festen Substanzkerne. Um die vorübergehende Abnahme dieser Capacität bei Reizung zu erklären, bedarf es nur der Hülfshypothese, dass durch den Einfluss des Reizes Gruppen von mehreren Molecülcomplexen veranlasst werden, zu je einem einzigen grösseren Complex (festen Substanzkern) zusammenzutreten: dadurch würde nothwendig die Masse des in der Membran in Form von Hüllen der Substanzkerne enthaltenen Wassers geringer, das Volumen der Membran oder Membranschicht vermindert, der Turgor des Organs oder der Zellhaut herabgedrückt werden. Die Vorstellung ist erlaubt, dass die Reizung der Membran Substanzkerne paarweise oder gruppenweise für die Dauer des Reizzustandes so weit einander nähere (die Wasserschichten zwischen ihnen verdrängend), dass sie eine grössere Masse fester Substanz darstellen. Hört die Wirkung des Reizes auf, so würde das frühere Verhältniss der Attractionen der Molecülcomplexe unter einander zu ihrer Wasseranziehung sich herstellen; der grosse Complex würde in die Anzahl kleinerer sich zerklüften, aus denen er zusammentrat. — Die dauernde Steigerung des Quellungsvermögens von Membranen kann gedacht werden als vermittelt durch die während eines sehr kurzen Zeitraums innerhalb einer Masseneinheit der Membran erfolgende beträchtliche Zunahme der Zahl und Ab-

---

1) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 345. 2) Derselbe a. a. O. p. 351.

Flüssigkeitshüllen sich umgeben [1]). Es ist die nächstliegende Unterstellung, dass die Molecülcomplexe für Flüssigkeit undurchdringlich, und dass, bei gleicher chemischer Constitution, die Anziehungskraft der Molecülcomplexe für Flüssigkeit nur durch ihre Grösse bestimmt sei. Daraus folgt, dass in einem von Flüssigkeit durchtränkten Körper die Menge der Flüssigkeit zu der Grösse der Molecülcomplexe im umgekehrten Verhältnisse stehe. Sind innerhalb des gleichen Raumes die festen Substanzkerne kleiner, so ist in diesem Raume, gleiche Dicke der Wasserhüllen um die Substanzkerne verschiedener Grösse vorausgesetzt, zwar eine grössere Zahl der (kleinen) Molecülcomplexe, aber doch eine grössere Masse von Wasser vorhanden.

Die Erscheinungen des in verschiedenen Richtungen ungleichmässigen Aufquellens und Schrumpfens Flüssigkeit aufnehmender oder abgebender Membranen führen nothwendig zu der Vorstellung, dass hier die festen Substanzkerne nach diesen verschiedenen Richtungen hin ungleiche Dimensionen haben müssen: die beträchtlichsten nach den Richtungen geringsten Aufquellens und umgekehrt. Die Membran einer Zelle der Cladophora fracta z. B., deren Fläche beim Austrocknen longitudinal nur wenig, transversal sehr bedeutend sich zusammenzieht (S. 224), würde Kerne fester Substanz besitzen, deren Durchmesser parallel der Zellenachse den dazu senkrechten, der Tangente der Aussenwand parallelen um etwa das Fünffache übertreffen würde. Wenn dann durch Austrocknen die Wasserhüllen einen bestimmten Maasstheil ihrer Mächtigkeit einbüssen, würde die Zellhaut fünfmal so stark sich verschmälern, als verkürzen.

Viele Zellmembranen zeigen in der Zusammensetzung aus Areolen oder Streifen verschiedenen Wassergehalts und Lichtbrechungsvermögens (§ 28) einen Bau, der dieser vorausgesetzten feineren Structur entspricht, insofern Stellen niedrigeren Wassergehaltes zwischen solche grösseren Wassergehalts eingeschlossen sind, und umgekehrt. Es ist indess selbstverständlich, dass diese direct wahrnehmbare Erscheinung nicht ein Ausdruck der Zusammensetzung der Membran aus Molecülcomplexen fester Substanz und Wasserhüllen sein kann: schon darum nicht, weil stets mehr als zweierlei Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens vorhanden sind. Ferner enthalten auch die dichtesten Areolen noch Wasser, auch die mindest dichten enthalten noch feste Substanz. Gefärbte Imbibitionsflüssigkeit färbt beide, wenn auch jene mit geringerer Intensität. Bei Flüssigkeitsaufnahme nach vorgängiger Flüssigkeitsentziehung schwellen beide, wenn auch jene geringer. Nicht die einzelnen Substanzkerne und Wasserhüllen treten in den Streifungen der Zellhäute in Flächen- und Durchschnittsansichten hervor, sondern eine Zusammensetzung aus gruppenweise, in Schichten oder Streifen, zusammen geordneten Molecülcomplexen mit verhältnissmässig grösserer oder geringerer Masse Wasser und fester Substanz in der nämlichen Raumeinheit; im ersteren Falle mit kleineren, im zweiten mit grösseren Dimensionen der festen Substanzkerne.

Das Lichtbrechungsvermögen der wasserreicheren Areolen oder Schichten von Wasser durchtränkter Zellmembranen bleibt sichtlich zurück hinter dem der wasserärmeren Stellen. Die feste Substanz der Membranen ist sehr bedeutend stärker lichtbrechend als Wasser. An der Gränze der Gruppen aus kleineren und derer aus grösseren Molecülcomplexen, an der Gränze der Streifen, Areolen und Schichten sowohl, als an den Gränzen zwischen Substanzkernen und Wasser-

1) Der Weg, welchen die nachstehenden Erörterungen gehen, ist zuerst von Nägeli betreten, und durch ihn Bahn gebrochen worden: Pflanzenphysiol. Unters. B. 2, p. 144 ff. Nägeli's Terminologie ist eine von der hergebrachten abweichende: er braucht für Molecül den Ausdruck »Substanzatom«, für Molecülcomplex »Molecül«; — ich werde darin nicht folgen.

hüllen müssen nothwendig spiegelnde Flächen sich finden, deren Stellungen eine gewisse Ordnung einhalten. — Streifen und Schichten schwach lichtbrechender, wasserreicher Substanz, welche zwischen stark lichtbrechenden verlaufen, müssen ferner ebenso engen lufterfüllten Spalten in einer dünnen Platte eines festen Körpers ähnlich wirken, als dies von der Wasserschicht zwischen zweien Substanzkernen gilt, die in einer zur Sehachse senkrechten Ebene liegen. Die anisodiametrischen Molecülcomplexe fester Substanz, wie die Gruppen solcher Complexe, welche mehr oder minder wasserhaltige Stellen der Membranen bilden, sind nach bestimmten Richtungen gleichsinnig orientirt. In diesen Verhältnissen sind Bedingungen geboten, aus denen sich die bis jetzt bekannten Erscheinungen der Doppeltbrechung pflanzlicher Membranen, wie mir scheint genügend ableiten lassen.

Es ist bekannt, dass gemeines Licht durch einfache Brechung zum Theil in polarisirtes umgewandelt werden kann. Auch wenn ein Lichtstrahl unter einem anderen, als dem Polarisationswinkel geneigt auf einen von zwei parallelen Flächen begränzten durchsichtigen Körper fällt, ist sowohl das reflectirte als das gebrochene theilweise polarisirt. Die Polarisationsebene der gebrochenen Strahlen ist senkrecht zur Reflexionsebene, und der mit dieser zusammenfallenden Polarisationsebene eines von den Flächen des durchsichtigen Körpers spiegelnd zurückgeworfenen Strahles. Durch ein System geneigter Glasplatten gegangenes Licht ist grossentheils polarisirt. Steht die Reflexionsebene des Plattensystems parallel mit der Polarisationsebene des extraordinären Strahles einer ins Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes eingeschalteten doppelt brechenden Platte, fällt somit die Polarisationsebene der durch die Glasplatten gegangenen polarisirten Strahlen zusammen mit derjenigen der ordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte, so erscheint das Gesichtsfeld in Additionsfarben; in Subtractionsfarben dagegen bei um 90° gedrehter Stellung des Plattensystems.

Die Anordnung der Streifung und Schichtung von Zellmembranen, welche zu Areolen verschiedenen Wassergehalts differenzirt sind, lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass wie die sichtbaren Areolen, so auch die sie zusammensetzenden nicht einzeln unterscheidbaren, von Wasserhüllen umgebenen Molecülcomplexe die Form von Prismen haben, deren Längsachse auf der Zellhautfläche senkrecht oder sehr steil geneigt steht, und deren Endflächen Quadrate, Rauten oder Sechsecke u. s. w. sind — Prismen, die im Allgemeinen parallelopipedische Form haben. Sind die Seitenflächen dieser Prismen gegen die Sehachse geneigt, so wird das von ihnen gebrochene Licht partiell polarisirt sein, und es wird der Membrandurchschnitt, falls dieses Verhältniss allein in Betracht käme, im gefärbten Gesichtsfelde additionelle Färbung hervorrufen, wenn die Membranfläche der Ebene der extraordinären Strahlen der doppeltbrechenden Platte parallel gerichtet ist.

Eine Zellmembran, welche (dem gewöhnlichen Typus geschichteter Membranen gemäss) aus den Flächen der Haut paralleler Lagen abwechselnd grösseren und geringeren Lichtbrechungsvermögens zusammengesetzt ist, kann vermöge des erwähnten Verhältnisses nur dann gemeines Licht theilweise in polarisirtes überführen, wenn ihre Schichten von den einfallenden Lichtstrahlen schiefwinklig getroffen werden. Bei einer flach ausgebreiteten, im Polarisationsmikroskope mit parallelen Lichtstrahlen beleuchteten Haut ist dies nicht der Fall. Die Wir-

kung solcher Membranen auf das polarisirte Licht ist meist eine nur schwache. Sie wird aber erheblich gesteigert, wenn man die Zellwand (bei diagonaler Stellung der Neigungsebene) gegen die Achse des Polarisationsmikroskopes stark neigt.

Ein flach ausgebreitetes Membranstück von Valonia utricularis z. B. erscheint im orange I. O. gefärbten Gesichtsfelde in der einen diagonalen Stellung röthlich, in der anderen gelblichweiss überlaufen, mit starker Beimengung der rothgelben Grundfarbe. Wird die Membranfläche (auch wenn sie nicht auf Glasplatten liegt, sondern in der Oeffnung einer metallenen Blendung ausgespannt ist) in einem Winkel von etwa 40° gegen die Achse des Mikroskops der Art geneigt, dass die Reflexionsebene von der Membran zu dem Beleuchtungsspiegel hin zurück geworfener Strahlen mit der Polarisationsebene der extraordinären Strahlen der Membran zusammenfällt, so erhöht sich die Färbung der Membran zu sattem Indigblau, während bei einer um 90° davon verschiedenen Stellung der geneigten Membran die weissliche Färbung ihrer Fläche viel matter erscheint. Neigt man dagegen die Membran so, dass jene Reflexionsebene und die Polarisationsebene der ordinären Strahlen der Membran einander entsprechen, so ist in der einen diagonalen Stellung der geneigten Membran die weisslich überlaufene Färbung ihrer Fläche zu glänzendem Weiss gesteigert, in der andern die rothe Färbung kaum noch merklich. — Aehnlich verhalten sich ausgebreitete Stücke der Stängelmembran von Acetabularia mediterranea, und die Membranen entleerter Zellen von Spirogyra Heerii (zwischen Glasplatten, die selbst aber nicht die Färbung des Gesichtsfelds modifiziren).

Es ist durch Fizeau gezeigt worden[1]), dass gemeines Licht, welches von fein parallel geritzten Metallflächen reflectirt wird, parallel der Richtung der Furchen polarisirt ist, und ferner, dass gemeines Licht, welches durch sehr enge Spalten mit spiegelnden Rändern hindurchgeht, senkrecht zur Richtung der Spalten polarisirt ist[2]). Höchst wahrscheinlich sind diese Erscheinungen entscheidend mitwirkend bei der Doppeltbrechung pflanzlicher Membranen.

Man kann die letztere Thatsache sehr leicht constatiren, wenn man (nach einer durch H. v. Mohl mündlich gegebenen Vorschrift) feine Nähnadeln auf einer Glastafel parallel dicht aneinanderlegt, und mit den Enden fest kittet. Da die Nadeln nicht genau cylindrisch sind, lassen sie zwischen sich Spalten von verschiedener Weite, die an einzelnen Stellen zu äusserster Enge, endlich vollständig, sich auskeilen. Bringt man ein solches Nadelgitter in das erhellte Gesichtsfeld eines Polarisationsmikroskops, dessen Nicols parallel stehen oder dessen einen Nicol man beseitigt hat, so erscheinen auch die engsten Spalten hell, dafern die Richtung der Spalten mit derjenigen der Polarisationsebene der Nicols sich kreuzt. Bei paralleler Stellung der Spalten und der Polarisationsebenen der Nicols sind die engen Spalten verdunkelt, unsichtbar. Bei gekreuzter Stellung der Nicols erscheinen die Spalten in jeder diagonalen Stellung erhellt, in jeder orthogonalen dunkel. Wird bei gekreuzter Stellung der Nicol'schen Prismen das Gesichtsfeld durch Einschaltung einer Gyps- oder Glimmerplatte gefärbt, so erscheinen die engen Spalten in additioneller Färbung, wenn ihre Richtung mit derjenigen der Polarisationsebene der extraordinären Strahlen der Glimmerplatte zusammenfällt; in subtractioneller, wenn diese Richtungen sich kreuzen. — Auch die freien Seitenkanten der äussersten Nadeln des Gitters sind von einem Licht- beziehendlich Farbensaume eingefasst.

Mag eine Membran, welche zu Systemen von Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens (Schichten und Streifen) differenzirt ist, von durchfallendem Lichte in einer Richtung getroffen werden, in welcher es wolle, so wird dieses Licht auf seinem Wege spaltenförmige, von spiegelnden Flächen begränzte Mem-

1) Fizeau in Ann. de Ch. et Phys. 3. Sér. 62, p. 385; und in Poggend. Ann. 116, 1862, p. 478 u. 543. 2) p. 488 des Abdr. in Pogg. Ann.

branstellen finden, und beim Durchgange durch diese theilweise polarisirt werden. Da die Streifungen in Richtung der Fläche in vielen Fällen direct nachweisbar zweierlei, annähernd oder genau rechtwinklig sich kreuzende sind; da ferner die Gränzen der in Richtung der Membranflächen differenzirten Areolen in der Regel auf den Schichtengränzen senkrecht stehen, so muss das polarisirte Licht in zwei zu einander nahezu rechtwinkligen Ebenen polarisirt sein; und es hat nichts Befremdliches, wenn die senkrecht zu einander schwingenden polarisirten Strahlen aus der Membran mit einer Phasendifferenz austreten, so dass sie, wenn in einem Nicol'schen Prisma jeder wieder in einen ordinären und einen extraordinären Strahl zerlegt wird, interferirende Farben bestimmter Ordnung geben.

Es bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung, dass die Differenzirung einer Zellhaut in Areolen verschiedenen Lichtbrechungsvermögens durch Beugung, Dehnung oder Zusammendrückung nur wenig beeinflusst wird, dass die Thatsache der Unveränderlichkeit der doppeltbrechenden Eigenschaften einer Membran durch derartige Einflüsse sonach mit der Unterstellung im Einklange steht, dass diese doppeltbrechenden Eigenschaften eben auf jener Differenzirung beruhen mögen.

Die Allgemeinheit des Vermögens doppelter Lichtbrechung auch in solchen Membranen, welche der direct sichtbaren Sonderung in umgränzte Gebiete verschiedener Lichtbrechung entbehren, ist (neben den Erscheinungen des Aufquellens, insbesondere des nach verschiedenen Richtungen ungleichen Aufquellens) eine zweite starke Stütze der Vorstellung von der durchgreifenden Zusammensetzung der mit Flüssigkeit getränkten Membranen aus Schichten und Areolen verschiedenen Flüssigkeitgehalts.

Von der hier dargelegten Auffassung unterscheidet sich die Nägeli's in einem wichtigen Punkte. Er sagt[1]: »Wir könnten eine Membran (was ihre doppeltbrechenden Eigenschaften betrifft) künstlich nachbilden, wenn es gelänge, unendlich viele kleine Krystalle mit gleichlaufender Achsenrichtung durch elastische, aus isotrop bleibender Substanz bestehende Bänder oder Charniere zu vereinigen. Eine solche Membran könnte man biegen, auseinanderziehen oder zusammendrücken, ohne ihre Interferenzfarben zu ändern. . . . Die organisirten Substanzen bestehen aus krystallinischen, doppeltbrechenden, aus zweierlei Atomen zusammengesetzten Molecülen, die lose aber in bestimmter regelmässiger Anordnung neben einanderliegen. In befeuchtetem Zustand ist, in Folge überwiegender Anziehung, jedes mit einer Hülle von Wasser umgeben; in trockenem Zustande berühren sie sich gegenseitig. In der organisirten Substanz ist demnach eine doppelte Cohäsion vorhanden; die eine verbindet die Atome (= Molecüle im gewöhnlichen Sinne) zu Molecülen (= Molecülcomplexen) in gleicher Weise, wie dieselben sonst zusammentreten, um einen Krystall zu bilden; die andere vereinigt die Molecüle (Molecülcomplexe). Bei vollkommener Trockenheit wirkt die Letztere ziemlich wie die Erstere, die organisirte Substanz ist dann spröde und bricht bei geringer Biegung; sie vermindert (verändert) auch bei mechanischer Einwirkung ihre optischen Eigenschaften. Je mehr Wasser dagegen der imbibitionsfähige Körper enthält, desto weniger brüchig ist er unter übrigens gleichen Verhältnissen, und desto grössere mechanische Veränderungen kann er erleiden, ohne eine Modification in seinen ursprünglichen doppeltbrechenden Eigenschaften zu zeigen.« Diese scharfsinnige Darlegung scheint mir, insofern sie eine krystallähnliche doppeltbrechende Natur der festen Substanzkerne voraussetzt, mit einer Reihe von Erfahrungen nicht vereinbar. Es ist nicht abzusehen (dieselbe als richtig vorausgesetzt), warum die Doppeltbrechung durch völlige Austrocknung sehr geschwächt, fast vernichtet; warum sie durch Imbibition von Flüssig-

1) Sitzungsb. Bayr. Akad. 1862, 8. März, p. 203 des Separatabdr.

keiten verschiedenen Lichtbrechungsvermögens erheblich modificirt werden sollte, wenn sie in der molecularen Constitution der festen Substanztheile begründet wäre. Die Imbibitionsflüssigkeiten, auf welche die S. 346 mitgetheilten Beobachtungen sich beziehen, sind an sich isotrop (zum Mindesten sind sie alle nicht anisotrop in den dünnen Schichten, welche bei mikroskopischer Beobachtung zur Verwendung kommen); die Anwesenheit verschiedenartiger, oder der gänzliche Mangel solcher Imbibitionsflüssigkeiten würde nichts ausmachen. Das völlige Verschwinden der Doppeltbrechung schon im ersten Beginn vieler Aufquellungsvorgänge (S. 345) fordert bei Festhaltung von Nägeli's Anschauung die Hülfshypothese, dass gleich bei Anfang der reichlicheren Wassereinlagerung die optischen Achsen der doppeltbrechenden Substanzkerne verschoben würden; während bei der Unterstellung, es sei die Polarisation des einfach gebrochenen und durch enge Spalten gegangenen Lichtes die Ursache der Doppeltbrechung, ihr Verschwinden beim raschen Aufquellen aus der auch sonst unerlässlichen Annahme der Zerklüftung der festen Kerne in sehr kleine (nicht mehr auf die Lichtstrahlen wirkende, worüber weiter unten) Moleculcomplexe sich erklären würde. Eine der Dichtigkeitsachsen des Aethers in den krystallähnlichen, zweiachsig doppeltbrechenden Substanzkernen steht nach Nägeli's Auffassung senkrecht zur Schichtung, während die beiden anderen in der Ebene jeder einzelnen Schicht liegen[1]). Damit will es nicht stimmen, dass die Doppeltbrechung einer flach ausgebreiteten Zellwand sehr beträchtlich dadurch gesteigert werden kann, dass man ihr eine gegen die Achse des Polarisationsmikroskops stark geneigte, mit der Neigungsebene diagonale Stellung giebt (S. 351). — Es bedarf auch, nebenher bemerkt, noch der genaueren Untersuchung, ob es nicht doppeltbrechende Membranen giebt, in denen die Ebenen des ordinären und des extraordinären Strahles nicht zu einander senkrecht stehen. Fast scheint es mir, als ob dies im Querdurchschnitt der Holzzellen der Kiefern sich so verhielte.

Dass ganz jugendliche Zellhäute isotrop sind (S. 344), ist mit der einen und der anderen Hypothese wohl vereinbar. Es ist wahrscheinlich, dass erst während der Erhärtung der neu angelegten Membran die Differenzirung in mehr und minder imbibitionsfähige Areolen sich vollzieht; es ist denkbar, die Doppeltbrechung der festen Substanzkerne angenommen, dass erst nach Anlegung der Zellhaut die Molecüle der festen Substanz zu krystallähnlicher Gruppirung sich ordnen, ebenso wie der in kugeligen halbflüssigen Massen erfolgende Niederschlag doppeltbrechender Krystalle, etwa der von Kalkspath bei dem Zusammentreten von Lösungen eines Kalksalzes einerseits, eines kohlensauren Alkali andererseits[2]) zunächst sich isotrop verhält, und erst dann doppeltbrechend wird, wenn an den einzelnen Partikeln die Ecken der Krystallform hervortreten.

Eine nothwendige Consequenz der Auffassung, dass die imbibitionsfähigen Körper aus festen Substanzkernen und Flüssigkeitshüllen derselben zusammengesetzt seien, ist die Annahme der endlichen Begränztheit der Mächtigkeit dieser Hüllen. Die Anziehungskraft der Molecülcomplexe der Zellmembran z. B. für unmittelbar sie berührendes Wasser[3]) ist grösser als die für andere Molecülcomplexe gleicher Art. Aber die Attraction zwischen Substanzkern und Wasser vermindert sich bei wachsender Entfernung in rascherem Verhältniss, als die zwischen Substanzkern und Substanzkern. Die Wasserhüllen der Molecülcomplexe können auch bei reichlichster Wasserzufuhr ein bestimmtes Maximum der Dicke nicht überschreiten. Ist dieses erreicht, so überwiegt die Anziehung der Molecülcomplexe zu einander ihre Anziehung für Wasser; die Membran ist an

1) a. a. O. p. 192

2) Link, üb. die Bildung der festen Körper, Berlin 1844. Ich finde bei Nachuntersuchung die thatsächlichen Angaben dieser Schrift allenthalben bestätigt.

3) Sei im Folgenden, der Kürze wegen, Wasser schlechthin für Imbibitionsflüssigkeit überhaupt genannt.

während es an anderen andauert. Die Begränzung solchen Flächen- und Dickenwachsthums einer Zelle auf bestimmte Regionen ist eine der verbreitetsten Erscheinungen. Sie begreift sich schwer bei der Annahme, dass allein von der Richtung der Ströme der imbibirten Ernährungsflüssigkeit zu den Substanzkernen der Membran die Bildung neuer Substanzkerne, somit das intensive Wachsthum abhänge. Wird zugegeben, dass das Aufhören der periodischen, geringfügigen, wechselnden Aenderung der chemischen Beschaffenheit, welches die Zerklüftung der Molecülcomplexe ermöglicht, in denselben Richtungen vorschreite, in denen die Verschiebungen der wachsenden Stellen der Membran erfolgen, so hat die Versinnlichung des Vorgangs keine Schwierigkeit.

Möge die Vermehrung der Molecülcomplexe einer Zellmembran nur durch Zerklüftung vorhandener, oder nur durch Einlagerung neugebildeter erfolgen: in beiden Fällen wird anzunehmen sein, dass die wachsende Membran leichter im Innern an Masse zunehme, als an der Aussenfläche, oder selbst an der dem Zelleninhalt zugewendeten Innenfläche. »Da im Innern die Molecularkräfte energischer wirken müssen als an der Oberfläche. so sind dort die Bedingungen für die Bildung fester Substanz schneller erfüllt als hier, und es werden daher viel eher Einlagerungen als Auflagerungen statt finden. Durch die Diffusionsströme, welche fortwährend gelöste Substanz in die Membran hineinführen, bleiben dort die Bedingungen für Membranbildung immer günstiger; dazu wirkt auch der Umstand, dass der protoplasmatische Wandbeleg durch den grösseren Druck der Zellflüssigkeit gegen die Wand gepresst, und die von demselben ausgeschiedene Lösung zum Theil schon mechanisch in der Wand hineingeführt wird«[1]).

Die Folgen des im Innern rascheren Verlaufs des Wachsthums können im Flächenwachsthum der Membranen nur wenig hervortreten. Die intensiv in Richtung der Fläche wachsenden Membranen sind allerwärts dünn. Die stärkere Massenzunahme des Inneren versetzt die beiderseitig oberflächlichen Schichten der Membran in passive Dehnung. Dadurch werden die Interstitialräume gewaltsam erweitert, das Wachsthum und die Vermehrung der Molecülcomplexe auch in den Aussenschichten begünstigt, der Unterschied der Verhältnisse in hohem Grade ausgeglichen. Eine Erscheinung darf indess als ein Ausdruck jener Beziehungen betrachtet werden: in solchen Mittellamellen von Membranen, die in Richtung parallel ihren Flächen ungleich aufquellen, so dass wasserreichere und wasserärmere Parallelstreifen von einander sich trennen (vgl. S. 206), wird die Zahl der wasserärmeren Bänder dadurch gemehrt, dass die vorhandenen durch starkes, bis zur Verflüssigung gehendes Aufquellen von Mittelstreifen sich spalten. Zweifelsohne ist diese Erscheinung darauf zurückzuführen, dass bei dem Flächenwachsthume der Membran zwischen Reihen von Gruppen grösserer Molecülcomplexe mit wenig mächtigen Wasserhüllen solche Reihen aus kleineren Complexen sich einschieben, welche durch die Verbindung mit den minder gewachsenen äussersten und innersten Lamellen der Membran an der freien Ausdehnung, an der Erlangung der vollen Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen gehindert waren. Es ist nicht thunlich, ein derartiges Verhältniss auch an den geeignetest beschaffenen Zellen, z. B. wachsenden Zellen von Cladophora fracta, während des Wachsthums direct zu constatiren, da die Streifung der Membranen derselben erst nach der Verdickung deutlich hervortritt, welche auf die Vollendung des Flächenwachsthums folgt. Dass aber ein ähnliches Verhalten auch hier und bei anderen grosszelligen Algen besteht, darauf weiset das häufige Vorkommen eines welligen Verlaufes mittlerer Schichten hin. — Bei dem Dickenwachsthum der Membranen dagegen wird das raschere Wachsen des Inneren in der allgemein verbreiteten Erscheinung deutlich, dass die mittleren Massen der Wand wasserreicher, aus kleineren, im allgemeinen jüngeren, Molecülcomplexen zusammengesetzt sind, als die Innen- und Aussenflächen. Differenzirt sich die Substanz der Membran in optisch unterscheidbare Schichten verschiedenen Wassergehalts, so sind wasserreichere in der Regel zwischen wasserärmere, dichtere, stärker lichtbrechende Lamellen eingeschlossen (S. 192, 358).

Aus dem in verschiedenen Schichten der Membran ungleichen Flächen- und Dickenwachs-

---

1) Nägeli a. a. O. p. 328.

nahme der Grösse der festen Molecülcomplexe; durch die Zerklüftung der Substanzkerne in kleinere, eine Zerklüftung die bei dem Aufquellen von Membranen zu Gallerte sehr weit gehen würde; die periodischen Aenderungen des Expansionsstrebens von Membranen als beruhend (bei der Zunahme) auf eben solcher Zerklüftung und (bei der Abnahme) auf dem Zusammentreten kleiner Substanzkerne zu grösseren. Die Zerklüftung kann beruhen auf einer Aenderung der Anordnung der Molecüle der nächsten Bestandtheile der sehr complexen organischen Substanz der Membran; einer Aenderung der chemischen Eigenschaften aber nicht der procentischen Zusammensetzung, dem Uebergange in einen isomeren Zustand der nämlichen Verbindung. Freilich fehlt zur Zeit jede sichere Kunde über die Ursachen, welche diese supponirte Mechanik des Vorgangs bedingen mögen.

Dasselbe gilt von der Verknüpfung der Nägeli'schen Vorstellung von der Structur organisirter Körper mit den bekannten Erscheinungen ihres Wachsthums. Mit einem ungemeinen Aufwande von Scharfsinn und Arbeit ist von Nägeli selbst eine, die nächstliegende der Möglichkeiten dieser Verknüpfung entwickelt worden [1]; es sei versucht, seinen Gedankengang im Hauptumrisse kurz wieder zu geben.

Die wachsende Zellmembran erhält das Material zu ihrer Massenzunahme in Form einer wässerigen Lösung. In flüssiger Form kommt der Stoff für die Vergrösserung nach irgend einer Richtung den Zellmembranen zu, welche während des Wachsthums mit bildungsfähigem Zelleninhalte in Berührung stehen; nur in flüssiger Form kann dasselbe Material innerhalb der Substanz von Membranen zu solchen Zellwänden wandern, welche wachsen, ohne dass eine Lösung assimilationsfähiger Substanz unmittelbar ihnen angränzt. Der Unterschied zwischen dem Zustande der Lösung und dem der Imbibition von Wasser eines quellungsfähigen Körpers beruht darin, dass bei gelösten Körpern die Anziehungskraft der festen Molecüle zum Wasser mit der Entfernung nicht rascher abnimmt, als die Attraction der Molecüle zu einander. Die Molecüle erhalten in Lösungen Wasserhüllen von unbegränzter Mächtigkeit. — Die Massenzunahme der nicht löslichen Zellhaut durch das in Lösung ihr zugeführte Material ist denkbar nur unter der Voraussetzung, dass der gelöste Stoff, wenn er die Zellhaut durchtränkt, in und durch Berührung mit der Substanz derselben eine Modification der Eigenschaften seiner Molecüle, eine relative Erhöhung der Attraction derselben zu einander und zu den festen Molecularcomplexen der Zellhaut erfahre, vermöge deren er in den unlöslichen Zustand übergeht. Dies vorausgesetzt, wird es wahrscheinlich, dass zwischen und an die vorhandenen Molecülcomplexe der festen Wand neue Molecüle in folgender Weise gelagert werden können. Die wasserumhüllten Molecülcomplexe der Membran sind von einander [2] durch Räume getrennt, welche von einer imponderablen Materie (Aether) erfüllt werden. In diese Räume dringt zunächst die wässerige Lösung, welche die Membran imbibirt. Die Quellungsfähigkeit organisirter Körper, die Kraft mit welcher im Zustande unvollständiger Sättigung mit Wasser ihre festen Molecüle Wasser an sich reissen, um sich mit Wasserhüllen beträchtlicherer Mächtigkeit zu umgeben, ist grösser als die Kraft, mit welcher die Molecüle verdünnter Lösungen die ganze Masse des Wassers ihrer Hüllen zurückhalten. Dies gilt insbesondere von den Zellmembranen, da diese noch in hoch concentrirten Lösungen Quellungserscheinungen zeigen [3]. Die in den Zwischenräumen der

1) Pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 277 ff. — Nägeli's Auseinandersetzung bezieht sich zunächst auf das Wachsthum der Amylumkörner, und nur in zweiter Reihe auf dasjenige der Zellmembranen. Die Anordnung des Stoffes unseres Buches macht aber die Besprechung bereits an dieser Stelle nothwendig.

2) Nach der überall hier vorausgesetzten geläufigen Vorstellung der Molecularstructur der Körper.

3) Der Widerspruch, in welchem diese Erörterung mit der, S. 147 ff. gegebenen Darstellung der ersten Bildung der Zellmembran durch Ausstossung eines Theiles des Wassers aus einer

Molecülcomplexe befindliche Lösung wird dadurch auf einen höheren Grad der Concentration gebracht. Sie wird sich durch Diffusion mit der von aussen her an die Membran tretenden diluirteren Lösung ins Gleichgewicht zu setzen suchen. In dem Systeme von Wasserhüllen der Molecülcomplexe und Interstitien werden Strömungen eintreten, die sowohl auf der Anziehung von Wasser und wässerigerer Lösung durch die Molecülcomplexe aus der Interstitienflüssigkeit, als auf der Diffusion dieser mit der Lösung ausserhalb beruhen. Die Strömungen werden sich innerhalb der Interstitien am raschesten bewegen, langsamer innerhalb der Wasserhüllen. Während diese Hüllen auf das Wasser der Interstitienflüssigkeit anziehend wirken, reissen sie nothwendig auch eine Zahl der in dieser suspendirten Molecüle fester Substanz an sich. Insofern die festen Molecülcomplexe nur bestrebt sind, möglichst reines Wasser in Hüllen um sich zu sammeln, müssen die in der Lösung suspendirten Molecüle grossentheils aus der Flüssigkeit der wachsenden Hüllen wieder ausgestossen werden. Ihre Bewegung muss in irgend einer Entfernung von der Aussenfläche des festen Molecülcomplexes umgekehrt werden. Es ist wahrscheinlich, dass dabei die in der Lösung suspendirten Molecüle vermöge des Gesetzes der Trägheit zum Theil die Bewegung nach der Oberfläche des Molecülcomplexes hin in dem Maasse einhalten, dass sie die Wasserhüllen desselben durchbrechen und seiner Oberfläche so sehr sich nähern, dass die — nur auf geringste Entfernungen wirkende — chemische Anziehung desselben auf sie ihre Kraft äussert. Wenn ein Substanzatom (eines der in der Lösung suspendirten Molecüle) mit solcher Kraft gegen ein (complexes) Molecül sich bewegt, und so weit in dessen Wasserhülle eindringt, dass es bis in den Bereich der chemischen Verwandtschaft kommt, so lagert es sich an dasselbe an. Das geschieht mit um so geringerer Schwierigkeit, je dünner die Wasserschicht ist, und je mehr sie unter einem rechten Winkel von der Bewegung getroffen wird[1]). Angenommen, die Molecülcomplexe seien bei ihrer Entstehung kugelig, so wird ihr Wachsthum nach der Richtung hin begünstigt sein, von welcher her der wachsenden Membran die Ernährungsflüssigkeit vorwiegend oder ausschliesslich zuströmt. Denn die Einzelmolecüle der gelösten Substanz werden am öftersten in dieser Richtung und in der gerade entgegengesetzten senkrecht auf die Wasserhüllen der Complexe auftreffen; am öftersten hier in diese Hüllen soweit eindringen, um der Anziehung der festen Masse zu unterliegen. Die Complexe wachsen am stärksten an den beiden Polen, namentlich an dem der zuströmenden Ernährungsflüssigkeit zugekehrteren. Sie werden ellipsoidisch; und damit wird auch ihre Wasserhülle an den Polen minder mächtig: ein neuer Grund um dessentwillen die Molecülcomplexe an den Polen mehr Masse anlagern als an den Seitenflächen. An den Seitenflächen selbst würde die Einlagerung neuer Masse da begünstigt sein, wo weitere Interstitien den Molecülcomplexen angränzen. So würden die Molecülcomplexe allmälig

---

Schicht flüssiger Substanz steht, ist ein nur scheinbarer. Allerdings wäre es widersinnig sich vorstellen zu wollen, dass die Membran erhärte durch Verringerung ihres Vermögens, wässerige Flüssigkeit zurückzuhalten, und dass sie doch weiterhin, unter übrigens gleichbleibenden Verhältnissen, die Fähigkeit Flüssigkeit an sich zu ziehen in erhöhtem Maasse erlangen sollten. Allein es bleiben die Verhältnisse nicht die gleichen. Die Substanzen, welche der Zellwand im Momente ihrer Entstehung angränzen, besitzen selbst eine hohe Anziehung für Wasser. Hier ist im Zelleninhalte eine relativ grössere Menge imbibitionsfähiger Stoffe, sind gelöste Stoffe in höherer Concentration enthalten, als in den Theilen der Pflanze, in welchen das Flächen- oder Dickenwachsthum der Zellenwände energisch wird. Die Zellhaut wird leichter einen Theil des Wassers der Hüllen ihrer Molecülcomplexe abgeben, wenn eine wasserentziehende Lösung mit ihr in Berührung steht, als wenn reichliche Wasserzufuhr ihr dargeboten ist. Eine Membran, die während und unmittelbar nach ihrer Bildung Wasser an das ihr angränzende Protoplasma abgab, kann auch ohne Aenderung ihrer Molecularconstitution Wasser oder wässerige Lösung wieder aufnehmen, wenn jenes Protoplasma wasserreicher wird. Eine derartige Aenderung tritt aber, nach Anlegung neuer Zellwände, ganz allgemein ein: sei es durch das Wandern des Protoplasma bei dem Vorrücken der Vegetationspunkte (oder der Verschiebung der Bildungsstätten neuer Zellwände in einzelligen Organismen), sei es durch die endosmotische Wasseranziehung (bei Ausdehnung der wenn auch zunächst nur passiv gedehnten Wand) des Inhalts junger Zellen.

1) Nägeli a. a. O. p. 359.

gestreckt, prismatisch werden müssen, und parallel der Richtung des Stromes der Ernährungsflüssigkeit würden sie das meiste Wasser zwischen sich einlagern. Erfolgt das Zuströmen der Ernährungsflüssigkeit mit besonderer Intensität in mehreren, innerhalb derselben Ebene liegenden Richtungen, so würden sich die Molecülcomplexe zu eckigen Tafeln auszubilden haben, deren grösste Flächen jener Ebene parallel wären. Die den Interstitialräumen zugekehrten Ecken der polyedrischen Molecülcomplexe sind durch die Fortdauer der gleichen Ursachen auch ferner in der Massenzunahme begünstigt. So verengen sich die Interstitienräume noch mehr und mehr[1]).

Die Grössezunahme der Molecülcomplexe wird dadurch endlich begränzt. »Auf ihre Vergrösserung haben besonders zwei Verhältnisse Einfluss, die Mächtigkeit der Wasserhüllen und die Bewegung der Lösungsflüssigkeit. Was die erstere betrifft, so ist sie der Zunahme um so günstiger, je grösser die Molecüle werden. Was die letzteren anlangt, so erfolgt die Vergrösserung um so weniger, je langsamer sie wird, und je mehr die Richtungen, in welcher die Atome (Einzelmolecüle) sich bewegen, mit der Oberfläche der Wasserhüllen parallel laufen. . . . Je mehr die Molecüle (-complexe) sich zu ineinandergreifenden Polyedern oder Prismen umbilden, desto mehr müssen die Interstitien die Form von gleichweiten Kanälen annehmen, in denen die Strömung mehr und mehr regelmässig und der Oberfläche parallel wird. Ein Wachsthum der Molecüle (-complexe) kann jetzt nicht mehr, oder nur in unendlich geringem Maasse statthaben, so lange nicht auf irgend eine Art eine Veränderung in der Stellung der Molecüle eintritt«[2]).

Wenn durch die Strömungen der ernährenden Lösung in den Interstitien der Molecülcomplexe zwei in der Lösungsflüssigkeit suspendirte Einzelmolecüle einander so genähert werden, dass die chemische Affinität zwischen ihnen wirksam wird, — etwa in der Weise, dass sie mit Heftigkeit aneinander prallen, und die festen Massen dem Gesetz der Trägheit folgend beiderseits tief in die dicken Wasserhüllen eindringen — so werden sie sich zu einer einzigen Masse vereinigen. Damit wäre der Anfang der Bildung eines neuen Molecülcomplexes gegeben. Mit diesem Anfang eines Molecülcomplexes würden freie Einzelmolecüle bei Wiederkehr ähnlicher Gelegenheit leichter sich vereinigen, als unter einander. Die sogleich von einer Wasserhülle umgebenen kleinen Molecülecomplexe würden sich vergrössern, während sie zunächst noch wie die Einzelmolecüle von der Strömung fortgeführt würden. »Sie würden sich so lange mit der Flüssigkeit bewegen bis die Reibung ihrer Hüllen auf den Hüllen der die Interstitialräume begränzenden Molecüle (-complexe) hinreichend gross geworden ist.« Für diese Bildung neuer Molecülcomplexe würden — gleiche Concentration der ernährenden Flüssigkeit vorausgesetzt — die günstigsten Verhältnisse da obwalten, wo die Strömungen in den Interstitialräumen am lebhaftesten und in den verschiedensten Richtungen thätig sind; für ihre Einlagerung dagegen da, wo die Strömung am langsamsten, oder die Interstitialräume am engsten sind. Enge der Interstitialräume bedingt aber Steigerung der Stromgeschwindigkeit. Eine mittlere Weite der Interstitien würde der Einlagerung am förderlichsten sein. Die Bildung neuer Molecülcomplexe wird vorzugsweise an Einmündungsstellen verschieden gerichteter Interstitialräume verschiedener Weite in einander, ihre Einlagerung aber vorzugsweise an den Gränzen von Gruppen grösserer Molecülcomplexe mit engeren Interstitialräumen erfolgen[3]).

Wächst eine der Wandfläche parallele Schicht von Molecülcomplexen durch Einlagerung neuer Theilchen stärker in tangentaler Richtung, als eine andere ihr angränzende Schicht, so tritt zwischen den Schichten das Streben zur Trennung von einander, und da die Trennung durch Cohäsion verhindert ist, eine Spannung ein, welche sich zunächst in der Erweiterung der Interstitien an der Gränze beider Schichten äussern muss. Neue Substanzkerne würden dann nicht in die verengerten Interstitien der gewachsenen Schicht, sondern in die erweiterten Räume neben dieselben eingelagert werden. Indem die hier eingelagerten Molecülcomplexe wachsen, würden sie eine Dehnung auf die angränzende zuvor gewachsene Schicht üben. Dadurch würden die Interstitialräume derselben wieder erweitert, und so ihr ferneres Wachsthum

1) Nägeli a. a. O. p. 361. 2) Derselbe a. a. O. p. 362.
3) Nägeli a. a. O. p. 358, 363.

ermöglicht. Einlagerung neuer, und Wachsthum der vorhandenen Molecülcomplexe ständen somit in nothwendiger steter Abwechslung unter einander[1]). Ein Streifen der Membran, innerhalb dessen gesteigertes Flächenwachsthum seiner Längsrichtung nach erfolgt, wird ebenso auf die Interstitien der seitlich ihm angränzenden Molecülcomplexe einwirken. So werden zwischen je zwei ungleich wachsende dichtere Lamellen oder Streifen minder dichtere eingelagert.

Die Vorgänge der Nägeli'schen Theorie liegen auf der Hand: ihre Einfachheit, ihre Folgerichtigkeit, ihre Anwendbarkeit auf viele Fälle. Es sei insbesondere hervorgehoben, dass die Theorie mit zweien der wesentlichsten Erfahrungen über die sichtbare feinere Structur der Zellhaut übereinstimmt: mit dem Auftreten der Schichtung als der Einschaltung von Lamellen geringeren Lichtbrechungsvermögens zwischen stärkerlichtbrechende im Innern von Membranen, welche zuvor auf dem Durchschnitt homogen sich darstellten (S. 192); und mit der Bevorzugung des Wachsthums dichterer, wasserärmerer Parthieen derselben Membran (S. 177). Doch möge nicht ausser Acht gelassen werden, dass eine Vorstellung, die begreiflich gemacht wurde, damit noch nicht bewiesen ist. Noch andere Möglichkeiten der Art des Wachsthums der Zellhäute liegen vor. Eine sei hervorgehoben, welche von der durch Nägeli entwickelten allerdings nur in einem Nebenpunkte abweicht. Die Erscheinungen plötzlicher Steigerung des Aufquellungsvermögens von Zellhäuten (und anderen organisirten Körpern) durch äussere Einflüsse bedingen, dass rasches plötzliches Zerfallen der Molecülcomplexe überhaupt als möglich, und dass die Molecularconstitution derselben so gedacht werden, dass sein Eintreten zulässig ist (S. 354). Die Attraction der Einzelmolecüle aufeinander muss Modificationen unterliegen können, vermöge deren sie zu kleineren Gruppen sich ordnen, zwischen welchen, zuvor cohärirenden, Wasserschichten aus je zwei Wasserhüllen bestehend, eingeschoben werden. Aenderung der chemischen Constitution setzt eine Aenderung der Anordnung, eine Verschiebung der Einzelmolecüle voraus, und auf solche Verschiebung kann das Zerfallen der complexen Molecüle in kleinere bei Eintritt plötzlicher Steigerung des Quellungsvermögens zurückgeführt werden. Es wird anzunehmen sein, dass dann neue Mittelpunkte der Anziehung auftreten, und dass um jeden dieser ein Theil der Masse sich gruppirt, so dass der bisherige Zusammenhang der Gruppen von kleinsten Theilchen der Substanz gelöst wird. Die Modification der chemischen Eigenschaften braucht dazu eine nur sehr geringe zu sein; es ist nicht nöthig, dass sie auf die procentige Zusammensetzung aus Grundstoffen sich erstrecke. Solche Aenderungen der chemischen Eigenschaften sind in vielen der betreffenden Fälle nachweislich vorhanden. Andrerseits ist es eine unbestreitbare Thatsache weitester Verbreitung, dass während des Wachsens einer Zellhaut deren chemische Zusammensetzung in einzelnen Theilen (Schichten, Flächen, Streifen) sich ändert, oft sehr bedeutend sich ändert. Es wird gestattet sein, an diese Erwägungen den Hinweis zu knüpfen, dass auch die Zerklüftung von nach bevorzugten Richtungen stark gewachsenen Molecülcomplexen in mehrere verursacht werden möge durch eine geringe Modification der chemischen Constitution ihrer Masse, welche Modification während des Wachsthums des Molecülcomplexes in bestimmten, specifisch verschiedenen Fristen wechselnd eintrete; — und dass auf solcher Zerklüftung der bei dem Festwerden der Membran angelegten Molecülcomplexe allein die Zunahme der Zahl solcher Complexe innerhalb der Wand beruhen könne. Diese Zerklüftung würde ganz vorzugsweise in den Richtungen des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Molecülcomplexe und somit der Zellwand selbst erfolgen. Das Wachsthum einer Membran würde nur so lange mit Energie stattfinden, als in Molecülcomplexen derselben die Modificationen chemischer Zusammensetzung eintreten, welche deren Zerklüftung ermöglicht.

Diese Hypothese ändert nichts an den Grundzügen der Nägeli'schen Theorie. Die festen Substanzkerne der Zellhaut bleiben als für Wasser undurchdringlich gedacht; ihre Einzelmolecüle als unverschiebbar gegen einander, so lange die chemische Constitution ihrer Masse sich nicht ändert. Sie können durch Apposition neuer Einzelmolecüle unbehindert bis zu denjenigen Dimensionen wachsen, bei welchen der Nägeli'schen Theorie nach durch Steigerung der Attraction der Molecülcomplexe zu einander die Interstitialräume so sehr verengert werden, dass

1) Nägeli a. a. O. 365, 369.

die Möglichkeit der Apposition neuer Einzelmoleciile an die Aussenfläche der vorhandenen Complexe aufhört. Wenn aber die chemische Zusammensetzung eines bestehenden Molecülcomplexes von anisodiametrischer Gestalt sich in der Art ändert, dass der aus der Modification hervorgehende neue Körper seiner Natur nach die Einzelmolecüle zu kleineren Complexen zusammentreten lässt, so zerfällt der grosse Complex in kleinere, und im Allgemeinen in der Richtung seiner grösseren Durchmesser in zahlreichere. Die Möglichkeit des Wachsthums dieser kleineren Complexe durch Apposition in der Ernährungsflüssigkeit gelöster Einzelmolecüle ist nicht ausgeschlossen. Die Membran kann auch, wenn die Zahl der in ihr enthaltenen Molecülcomplexe fortan constant bleibt, bis zu einem gewissen Grade nach allen Richtungen wachsen. Intensiv und dauernd würde aber ihr Wachsthum nur dann sein, wenn die Modificationen der chemischen Zusammensetzung öfters wiederholt der Art mit einander wechseln, dass auf den Eintritt einer Aenderung, welche das Zerfallen in kleinere Complexe, die Steigerung des Wassergehalts einer Masseneinheit bewirkt, früher oder später eine solche Modification folgt, welche die Anziehung zwischen Molecülecomplexen und Wasser mindert, dass darauf eine zweite Zerklüftung der inzwischen gewachsenen Molecülcomplexe in kleinere stattfindet und so fort. Diese Modificationen könnten ebenso gut sehr allmälig, als plötzlich, ebenso gut in der ganzen Masse der Membran, als in einzelnen Schichten, oder an einzelnen Theilen der Fläche derselben vor sich gehen: — in den letzteren Fällen ein centripetales oder centrifugales Dickenwachsthum oder ein örtliches Flächenwachsthum bewirkend. Das thatsächliche Vorkommen periodisch wechselnder Aenderungen der chemischen Beschaffenheit jüngerer und wachsender Zellhäute oder Zellhauttheile ist aber von vorn herein höchst wahrscheinlich. Das Gleichgewicht ihrer Molecüle ist ein sehr labiles, viel leichter durch äussere Einwirkungen gestört, als das ausgebildeter, nicht mehr wachsender. Periodische Schwankungen des Wassergehalts, des Turgor, der Permeabilität der lebenden Zellhäute sind im weitesten Umfange nachgewiesen. — Es schliesst diese Vorstellung derjenigen sich an, welche oben (S. 144) über die (specifisch verschiedene) Begränztheit der Massenzunahme zusammenhängender Ballen eines jeden Protoplasma besonderer Art ausgesprochen wurde, sie findet eine weitere Analogie in der Vermehrung der Zahl, der Begränztheit des Wachsthums der Chlorophyllkörper (vergl. § 40). Sie erscheint einfacher, als diejenige der absoluten Neubildung der einzulagernden Molecülcomplexe, da sie die Erscheinungen des Wachsens und des durch äussere Einflüsse gesteigerten Aufquellens auf eine und dieselbe hypothetische nächste Ursache zurückführt. Und sie scheint mit einer Reihe von Erfahrungen noch besser zu stimmen, als jene. Der sichtbare Ausdruck der Differenzirung der Zellhaut in Theile grösseren und geringeren Wassergehalts, ihrer Schichtung und ihrer Streifung, zeigtdie grösste Regelmässigkeit, welche auf die strengste Regelmässigkeit auch der Anordnung der nicht sichtbaren Substanzkerne in Reihen und Schichten schliessen lässt; — eine Regelmässigkeit die bei der Annahme der Einlagerung völlig neu gebildeter Molecülcomplexe nur durch die Hülfshypothese der Locomotion derselben durch die Strömungen der ernährenden Lösung, und auch durch diese nur schwierig sich erklären lässt. — Die Membranen sehr vieler Zellen zeigen in der Jugend ein beträchtliches Flächenwachsthum, nach dessen Beendigung erst Dickenwachsthum eintritt. Die jeder dieser Wachsthumsrichtungen günstigste Lage der Molecülcomplexe ist die, bei welcher der grösste Durchmesser mit der Wachsthumsrichtung zusammenfällt. Der Eintritt intensiven Dickenwachsthums nach dem Aufhören des bis dahin sehr lebhaften Flächenwachsthums bedingt eine Aenderung der Form der Molecülcomplexe (eine Aenderung, welche auf die Doppeltbrechung der Membran keinen wesentlich modificirenden Einfluss zu haben braucht noch hat). Die Gestaltänderung erklärt sich leicht aus Zerklüftung in kleinere Complexe bestimmter Form; anders schwer. — Das Wachsthum jeder Ortseinheit einer Membran ist erfahrungsmässig begränzt. Die wachsenden Stellen sind in stetem Vorrücken begriffen: bei dem Wachsthum senkrecht zur Membranfläche entweder nach dem Mittelpunkt der Zelle hin (centripetales Dickenwachsthum), oder entgegengesetzt (centrifugales Dickenwachsthum). Bei dem Flächenwachsthum, dem Spitzenwachsthum wie dem intercalaren erlischt die Zunahme der Ausdehnung successiv in den Stellen der wachsenden Membran, welche in den Ruhezustand übergehen,

während es an anderen andauert. Die Begränzung solchen Flächen- und Dickenwachsthums einer Zelle auf bestimmte Regionen ist eine der verbreitetsten Erscheinungen. Sie begreift sich schwer bei der Annahme, dass allein von der Richtung der Ströme der imbibirten Ernährungsflüssigkeit zu den Substanzkernen der Membran die Bildung neuer Substanzkerne, somit das intensive Wachsthum abhänge. Wird zugegeben, dass das Aufhören der periodischen, geringfügigen, wechselnden Aenderung der chemischen Beschaffenheit, welches die Zerklüftung der Molecülcomplexe ermöglicht, in denselben Richtungen vorschreite, in denen die Verschiebungen der wachsenden Stellen der Membran erfolgen, so hat die Versinnlichung des Vorgangs keine Schwierigkeit.

Möge die Vermehrung der Molecülcomplexe einer Zellmembran nur durch Zerklüftung vorhandener, oder nur durch Einlagerung neugebildeter erfolgen: in beiden Fällen wird anzunehmen sein, dass die wachsende Membran leichter im Innern an Masse zunehme, als an der Aussenfläche, oder selbst an der dem Zelleninhalt zugewendeten Innenfläche. »Da im Innern die Molecularkräfte energischer wirken müssen als an der Oberfläche. so sind dort die Bedingungen für die Bildung fester Substanz schneller erfüllt als hier, und es werden daher viel eher Einlagerungen als Auflagerungen statt finden. Durch die Diffusionsströme, welche fortwährend gelöste Substanz in die Membran hineinführen, bleiben dort die Bedingungen für Membranbildung immer günstiger; dazu wirkt auch der Umstand, dass der protoplasmatische Wandbeleg durch den grösseren Druck der Zellflüssigkeit gegen die Wand gepresst, und die von demselben ausgeschiedene Lösung zum Theil schon mechanisch in der Wand hineingeführt wird«[1]).

Die Folgen des im Innern rascheren Verlaufs des Wachsthums können im Flächenwachsthum der Membranen nur wenig hervortreten. Die intensiv in Richtung der Fläche wachsenden Membranen sind allerwärts dünn. Die stärkere Massenzunahme des Inneren versetzt die beiderseitig oberflächlichen Schichten der Membran in passive Dehnung. Dadurch werden die Interstitialräume gewaltsam erweitert, das Wachsthum und die Vermehrung der Molecülcomplexe auch in den Aussenschichten begünstigt, der Unterschied der Verhältnisse in hohem Grade ausgeglichen. Eine Erscheinung darf indess als ein Ausdruck jener Beziehungen betrachtet werden: in solchen Mittellamellen von Membranen, die in Richtung parallel ihren Flächen ungleich aufquellen, so dass wasserreichere und wasserärmere Parallelstreifen von einander sich trennen (vgl. S. 206), wird die Zahl der wasserärmeren Bänder dadurch gemehrt, dass die vorhandenen durch starkes, bis zur Verflüssigung gehendes Aufquellen von Mittelstreifen sich spalten. Zweifelsohne ist diese Erscheinung darauf zurückzuführen, dass bei dem Flächenwachsthume der Membran zwischen Reihen von Gruppen grösserer Molecülcomplexe mit wenig mächtigen Wasserhüllen solche Reihen aus kleineren Complexen sich einschieben, welche durch die Verbindung mit den minder gewachsenen äussersten und innersten Lamellen der Membran an der freien Ausdehnung, an der Erlangung der vollen Mächtigkeit ihrer Wasserhüllen gehindert waren. Es ist nicht thunlich, ein derartiges Verhältniss auch an den geeignetest beschaffenen Zellen, z. B. wachsenden Zellen von Cladophora fracta, während des Wachsthums direct zu constatiren, da die Streifung der Membranen derselben erst nach der Verdickung deutlich hervortritt, welche auf die Vollendung des Flächenwachsthums folgt. Dass aber ein ähnliches Verhalten auch hier und bei anderen grosszelligen Algen besteht, darauf weiset das häufige Vorkommen eines welligen Verlaufes mittlerer Schichten hin. — Bei dem Dickenwachsthum der Membranen dagegen wird das raschere Wachsen des Inneren in der allgemein verbreiteten Erscheinung deutlich, dass die mittleren Massen der Wand wasserreicher, aus kleineren, im allgemeinen jüngeren, Molecülcomplexen zusammengesetzt sind, als die Innen- und Aussenflächen. Differenzirt sich die Substanz der Membran in optisch unterscheidbare Schichten verschiedenen Wassergehalts, so sind wasserreichere in der Regel zwischen wasserärmere, dichtere, stärker lichtbrechende Lamellen eingeschlossen (S. 192, 358).

Aus dem in verschiedenen Schichten der Membran ungleichen Flächen- und Dickenwachs-

[1]) Nägeli a. a. O. p. 328.

thum resultirt die ihr eigene Spannung. Sie ist in mehreren Fällen ein etwas verwickeltes Verhältniss. Mittlere Schichten der Membran sind in starker Expansion begriffen; nicht nur die äusserste sondern auch die dünne allerinnerste Lamelle sind passiv gedehnt. Für gewöhnlich ist die passive Dehnung der innersten, dem Zelleninhalt angränzenden Lamelle eine sehr geringe, so dass sie bei der Darlegung der thatsächlichen Spannungsverhältnisse (§ 32) vernachlässigt werden konnte. Ein isolirtes Membranstück krümmt sich an der Innenfläche convex; es ist die Elasticität der Membranlamelle der Aussenfläche, welche diese Formänderung bestimmt. Die Lamelle der Innenfläche hatte noch nicht das Maximum der Dehnung erreicht, welche die Expansion der Mittelschichten auf sie zu üben vermag. Sie wird nach Aufhebung des Zusammenhanges der ganzen Zellhaut noch etwas weiter gedehnt; an der ihr angränzenden Fläche nehmen die expansiven Schichten an Ausdehnung noch zu. Aber Andeutungen ihrer passiven Dehnung ergeben sich namentlich aus der Faltung durch das Quellen der mittleren Membranschichten und den verwandten Erscheinungen (S. 228).

Vierter Abschnitt.

Geformte Inhaltskörper der Zelle.

§ 41.

Chlorophyllkörper und verwandte Bildungen.

Aus dem lebenden Protoplasma werden vielfältig bestimmt geformte Massen festerer Substanz ausgeschieden. Von diesen im Protoplasma der Zellen entstehenden geformten Inhaltskörpern besitzen noch zweierlei, ausser den S. 77 besprochenen Zellenkernen, bei weitester Verbreitung und entscheidender Bedeutung für die Lebensthätigkeit der Pflanze, eine eigenartige Structur, eine Organisation und mit ihr das Vermögen selbstständiger Vermehrung: die Chlorophyllkörper und die Amylumkörner. Beide werden, soweit die sichere Beobachtung reicht, nur innerhalb solcher Zellen gebildet, die von elastischen Zellhäuten umschlossen sind, nicht in Primordialzellen und in nackten Protoplasmamassen[1].

Der Stoff, welcher pflanzlichen Geweben die rein grüne Färbung verleiht, kommt nicht anders vor, als gebunden an umgränzte, von dem dünnflüssigen Inhalt geschiedene Massen einer halbweichen, gallertartigen Substanz von den Eigenschaften eines wenig wasserhaltenden Protoplasmas, diese durchdringend, und durch bestimmte Lösungsmittel (Alkohol, Aether z. B.) aus denselben ohne wesentliche Aenderung ihrer Gestalt ausziehbar. Die umgränzten grüngefärbten Massen werden als Chlorophyllkörper, Chlorophyllkörner, der ausziehbare farbige Körper als Farbstoff des Chlorophylls bezeichnet.

Formen des Chlorophylls. Die Entwickelung der in mannichfaltigen Formen auftretenden Chlorophyllkörper lässt sich unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt bringen: zur Bildung des Chlorophylls ist es erforderlich, »dass sich grüner Farbstoff in einer Zelle bildet und mit einer Masse von Proteïnsubstanz (protoplasmatische Substanz) in Verbindung tritt, möge die letztere gestaltet sein wie sie will«[2]. Bei einigen Gewächsen einfachsten Baues fällt die protoplasmatische Grundmasse des Chlorophylls beinahe zusammen mit der des protoplas-

1) Möglich, dass dieser Satz in Zukunft Einschränkungen erleiden wird. Es giebt grüne chlorophyllhaltige Amoeben; sie kommen auf feuchter Erde nicht selten vor. Ob sie zum Entwickelungskreise eines vegetabilischen Organismus gehören, weiss ich nicht.

2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108.

matischen Zelleninhalts überhaupt. Der gesammte Wandbeleg der Zelle ist grün gefärbt, die dünne peripherische und die der centralen Vacuole der Zelle angränzende Hautschicht ausgenommen; diese und die Vacuolenflüssigkeit allein sind farblos z. B. bei manchen einzelligen Algen wie Pleurococcus, in den Gonidien vieler Flechten. Von der grünen Färbung ausgeschlossen ist ferner nur ein kleiner, in der Gegend der Anheftung der bewegenden Wimpern gelegener, scharf umgränzter Theil dieses Protoplasma bei den Schwärmsporen vieler Algen, z. B. Tetraspora, Tachygonium, Draparnaldia, Oedogonium. Die Fadenalgen mit so beschaffenen Schwärmsporen lassen beim Heranwachsen der keimenden Sporen zur Cylindergestalt deutlicher eine Sonderung des protoplasmatischen Wandbeleges in eine dichtere, den Seitenflächen der Zellen anliegende, grün gefärbte Parthie von Form eines Cylindermantels, und einen diese Chlorophyllmasse einschliessenden, den Seitenflächen zunächst und den Endflächen ausschliesslich anliegenden Wandbeleg aus ungefärbtem, körnigen, wasserreicheren Protoplasma hervortreten, indem der Chlorophyllkörper dem Wachsthum der Zellhaut und des farblosen Wandbelegs nicht Schritt hält: so die kurzen Zellen der jüngeren und letzten Sprossen und Zweige von Draparnaldien, die Zellen der kleineren Oedogonien. Wird der Zelleninhalt derselben contrahirt, so erscheint er in Form eines gestreckten Ellipsoïds, dessen Pole farblos sind, und dessen Mittelgegend von einem breiten grünen Gürtel eingenommen wird. Ueberschreitet das Maass des Längenwachsthums solcher Zellen dasjenige ihrer gürtelförmigen Chlorophyllmassen, so beschränkt sich die Ausdehnung der grünen Zone auf die Mittelregion der Seitenwände, deren obere und untere Strecken dann von farblosem Protoplasma überzogen sind. So in den grösseren Zellen der Hauptauszweigungen der Draparnaldien, in den Gliederzellen erwachsener Fäden der Ulothrix zonata. In den Zellen der Fadenalgen Sphaeroplea annulina ordnen sich die Chlorophyllmassen zu einer langen Reihe von Quergürteln, welche (sehr häufig wenigstens) von einander durch ziemlich breite Zonen farblosen protoplasmatischen Wandbelegs getrennt werden, die dagegen jeder nach der Achse der Zelle hin zu einer dünnen Platte aus Chlorophyllmasse entwickelt sind, welche als Diaphragma den Raum der Zelle quer durchsetzt.

In den Zellen der zur Gruppe der Conjugaten gehörigen chlorophyllhaltigen Algen haben die Chlorophyllmassen die Form platten- oder bandförmiger, von dem minder dichten farblosen Protoplasma scharf gesonderter Körper sehr mannichfaltiger Gestalt: schraubenlinig gewundener nach der Zellenachse hin convex gekrümmter Bänder, deren Mittellinie häufig eine schmale, in den Zellraum vorspringende Platte rechtwinklig aufgesetzt ist bei den Spirogyren u. s. w.; zu mehreren radial um die Achse der Zelle gestellter und in dieser Achse zu einer Masse zusammentretender Platten bei Penium, Closterium (in letzterer Gattung sind die Platten schwach um die Achse der Zelle gedreht), gebogener, in einem Punkte in jeder Zellhälfte vereinigter Platten bei Cosmarien, Staurastren u. s. w. [1]). In den Desmidiaceen mit in der Mitte tief eingeschnürten oder sehr lang gestreckten Zellen (Micrasterias, Cosmarium, Closterium, vielen Arten von Penium) sind die Chlorophyllmassen im Aequator der Zelle durch einen farblosen Raum unter-

1) Wegen der sehr mannichfaltigen Einzelnheiten siehe Nägeli, einzell. Algen p. 44, de Bary, Conjugaten, p. 40.

brochen, somit mindestens zwei in jeder Zelle vorhanden; — ähnlich bei den Mougeotien. Dieses Vorkommen bildet den Uebergang zu dem Auftreten mehrerer Chlorophyllkörper in jeder Zelle, welches neben sphäroïdaler, meist linsenartiger Form dieser Körper für die complicirter gebauten Gewächse, von den höheren Algen an aufwärts, typisch ist, und nur in den Moosgattungen Anthoceros[1]) und Nothothylas[2]) insofern eine Ausnahme erleidet, als hier jede vegetative Zelle nur einen, dafür ungewöhnlich grossen Chlorophyllkörper enthält.

Entwickelung der Chlorophyllkörper. Das Ergrünen der protoplasmatischen Grundmasse neu entstehender Chlorophyllkörper fällt meistens zusammen mit der Differenzirung derselben von dem minder dichten farblos bleibenden Protoplasma; in manchen Fällen folgt es derselben. Die Sonderung jener Grundmasse erfolgt meist der Art, dass sie zunächst einen zusammenhängenden Körper darstellt, welcher sich weiterhin in eine Anzahl kleiner zerklüftet: seltener sondern sich gleich bei der ersten Differenzirung von Chlorophyllkörpern und Protoplasma simultan oder successiv eine Anzahl der ersteren von diesem.

Die weitaus häufigste Form der Neubildung des Chlorophylls stellt sich bei Algen, Muscineen und Gefässpflanzen der Art dar, dass im protoplasmatischen Wandbeleg einer vacuolenhaltigen Zelle eine relativ dicke, über den ganzen Wandbeleg oder nur einen Theil derselben verbreitete Schicht dichterer Substanz auftritt, welche beiderseits von einer dünnen Lage minder dichten, farblos bleibenden Protoplasmas bekleidet ist[3]). Jene Schicht nimmt entweder sofort nach ihrer Differenzirung grüne Farbe an, und zerklüftet sich sodann, an Masse abnehmend (zweifelsohne vermittelst Ausstossung von Wasser ihr Volumen verringernd) in eine Anzahl kleinerer zunächst polygonaler, weiterhin sphäroïdal werdender Massen[4]). So z. B. in Blättern von Lilium candidum, Solanum tuberosum bei vollständiger oder nahezu vollständiger Auskleidung der Zelle durch die zusammenhängende grüne Schicht[5]), bei nur theilweiser Verbreitung über die Innenwand u. A. in Blättern von Fissidens bryoïdes[6]), Vanilla planifolia, Calla palustris[7]). Im letztern Falle hat die ergrünende Masse häufig die Form eines sehr abgeplatteten Sphäroïds. Sie findet sich stets in der massenhaftesten Anhäufung des Protoplasma, und da diese in der Regel den Kern der Zelle einhüllt, so umschliesst die ergrünende Masse den Zellenkern, oder liegt ihm dicht an. Zerfällt sie in mehrere Körner, so sind diese in der nächsten Nachbarschaft des Zellkerns angehäuft[8]). — Besonders rein und anschaulich tritt diese erste Form der Bildung von Chlorophyllkörpern in der Entwickelung der durch und durch grün gefärbten, somit den Chlorophyllkörpern wesentlich ähnlichen secundären und tertiären Zellkerne der Sporenmutterzellen von Anthoceros laevis hervor. In den von den Schwesterzellen vor Kurzem frei gewordenen solchen Zellen bildet sich innerhalb der Anhäufung farblosen Protoplasmas, welche den centralen primären Zellkern umgiebt und von der aus Strömungsfäden strahlig zur Zellwand verlaufen, eine dichtere Protoplasmamasse von unbestimmter Form, die einen Theil des Kerns schalig umgiebt und eine intensiv grüne Farbe annimmt. Dann sondert sich diese Masse in zwei Hälften, zunächst noch jede von unregelmässigem Umriss, die erst

1) Hofmeister, vergl. Unters., p. 3. 2) Milde in Bot. Z. 1859, Tf. 1.

3) Gris in Ann. sc. nat. 4. S., 7, p. 205. Sachs in Flora 1862, p. 137, 163.

4) Mehrere Beobachter nehmen an, dass Chlorophyllkörner durch gegenseitigen Druck polygonal werden können. Mir ist keine Thatsache bekannt, die darauf hinwiese. Sehr häufig aber findet man polygonale Chlorophyllkörner durch ziemlich weite Interstitien getrennt, so in Prothallien von Polypodiaceen.

5) Gris a. a. O. p. 191. 6) Hofmeister, vergl. Unters., p. 64. 7) Gris a. a. O. p. 188

8) Aus dieser weit verbreiteten Erscheinung und der ihr verwandten des simultanen Auftretens mehrerer Chlorophyllkörner in der den Zellkern einhüllenden Protoplasmaanhäufung zog Gris (a. a. O.) den nicht haltbaren Schluss, dass die Chlorophyllkörper von dem Zellenkern abstammten, von ihm emanirten.

nach einiger Zeit zu scharf umgränzten secundären Zellkernen sich abrunden. Der Bildung tertiärer Zellenkerne geht das Zerfliessen der secundären zu irregulär und matt contourirten Klumpen, und die Zerklüftung dieser Klumpen zu je zwei Massen vorauf, die wieder scharfe Umrisse und sphäroïdale Gestalt annehmen[1]). Die Gestaltung des Chlorophylls bei Pleurococcus, Draparnaldia u. A. Algen (vgl. S. 363) kann als eine Hemmungsbildung der ersten, die bei Anthoceros (S. 364) als eine solche der zweiten Form des Entwickelungsganges bezeichnet werden.

Wo das Ergrünen der Chlorophyllkörper dem Zerfallen der zusammenhängenden Schicht ihrer Grundmasse folgt, oder doch erst nach diesem Zerfallen sich vollendet, treten in jener Schicht noch vor der Zerklüftung kleine Substanzparthieen abweichender Beschaffenheit hervor, welche weiterhin als Centra der sich sondernden Masse sich herausstellen. An sehr zarten Durchschnitten noch nicht grüner Blätter von Allium Cepa erkennt man im protoplasmatischen Wandbeleg der späterhin Chlorophyll führenden Zellen punktförmige, nicht scharf umschriebene Stellen abweichender Lichtbrechung, in ziemlich regelmässiger Vertheilung. Diese Stellen nehmen an Grösse zu, die zusammenhängende Schicht erscheint weiterhin in Areolen und zwischen diesen verlaufende Streifen verschiedenartiger Lichtbrechung gesondert. In eben ergrünenden Blättern finden sich an der Stelle jener Areolen polygonale, scharf begränzte, grün gefärbte Chlorophyllkörper, zwischen denen farblose protoplasmatische Substanz helle Leisten, Trennungsstreifen bildet[2]). — In der Scheitelzelle und den jüngsten Gliederzellen wachsender kräftiger Sprossen der Jungermanniee Metzgeria furcata zeigen sich im protoplasmatischen Wandbelege sehr kleine lichtgrüne Wölkchen undeutlicher Umgränzung in Anzahl und in regelmässiger Vertheilung. In den nächst älteren Zellen der platten Stängel finden sich die allmäligsten jenen analogen Uebergänge von diesen zu linsenförmigen Chlorophyllkörpern.

Die Bildung zunächst farbloser Körner aus der Grundmasse des Chlorophylls, das nachherige Ergrünen derselben treten mit besonderer Deutlichkeit an den grösseren Formen der Algengruppe der Siphoneen hervor. Schon an rasch wachsenden Fadenspitzen von Vaucheria sessilis oder terrestris lässt sich constatiren, dass die äusserste Endigung des wachsenden Fadens von farblosem, hyalinem Protoplasma ausgefüllt ist, in welchem zunächst farblose dichtere Körner sich ausscheiden, die noch in sehr geringer Entfernung von der Fadenspitze grüne Farbe annehmen. Bei Bryopsis plumosa ist die Region des Ergrünens um mehr als das Doppelte des queren Durchmessers der Aeste und Blätter (der Achsen unbegränzter und begränzter Entwickelung) von den wachsenden Spitzen derselben rückwärts gelegen. In dem farblosen feinkörnigen Protoplasma der Endwölbungen differenziren sich, etwa $\frac{1}{4}$ des Querdurchmessers der Stämme, den Vierfachen desjenigen der jungen Blätter rückwärts von der Spitze, isodiametrische, meist kugelige, stärker lichtbrechende Massen; zuerst in der axilen Region, später in der peripherischen. Diese Körperchen beginnen noch im farblosen Zustande den Achsen der betreffenden Organe parallel, zu gestreckter Brodform heranzuwachsen. Dann erst ergrünen sie. Im Stammende findet man 50—80, in den Enden junger Blätter 15—30 solcher noch farbloser Chlorophyllkörper. Nach dem Grünwerden dauert das Wachsthum lebhaft fort. Erst rückwärts von dem Anfang der grün gefärbten Region der wachsenden Zellenenden bildet sich die grosse axile Vacuole der vielverzweigten Zelle aus[3]). Auch bei Caulerpa prolifera treten erst erheblich weit rückwärts von den Vegetationspunkten der Stängel und Blätter, unterhalb der Gegend, in welcher die Anlegung der spreizenden Balken aus Zellhautstoff erfolgt, im feinkornigen Protoplasma zunächst ungefärbte, sphärische Massen dichterer protoplasmatischer Substanz auf, innerhalb eines Theiles welcher zunächst eines oder mehrere Amylumkörnchen gebildet werden, während andere ohne feste Inhaltsbildungen bleiben. In diesen letzteren tritt (in den Blättern, nicht in der Stängelspitze) weiter rückwärts grüne Färbung, oft an meh-

1) Nägeli, Ztschr. f. Bot. 1, p. 49 (der indess eine Theilung der primären Kerne durch Scheidewandbildung annimmt, womit meine Beobachtungen nicht stimmen); Hofmeister, vgl. Unters., p. 7. 2) Sachs in Flora 1862, p. 162.

3) Beobachtung an im Binnenlande cultivirten Exemplaren.

reren, scharf umgränzten Stellen auf[1]). — Ein weiteres leicht zu constatirendes Beispiel liefert Salvinia natans. Die Scheitel- und jüngsten Gliederzellen des Stammes und der sehr jungen Blätter enthalten, ausser dem Zellenkerne und hyalinem Protoplasma, ziemlich grobkörniges Amylum. Die Amylumkörner zerklüften sich etwas rückwärts vom Vegetationspunkte in kleinere; noch weiter rückwärts verschwinden sie. An ihrer Stelle finden sich dann linsenförmige farblose Körperchen, welche durch Iod braun gefärbt werden. Am wachsenden Stammende reicht die Amylum enthaltende Region etwa 12 Zellen, an den wachsenden Enden der vielgetheilten jungen Wasserblätter etwa 5 Zellen weit rückwärts; die Luftblätter enthalten nur in der frühesten Jugend Amylum, und auch dann nur in der Scheitel- und jüngsten Gliederzelle. Jene linsenförmigen Körper ergrünen späterhin und stellen dann Chlorophyllkörner dar; nach dem Ergrünen erst bildet sich Amylum im Innern. — Die Bildung neuer Chlorophyllkörner findet bei Salvinia in den Spitzen der Abschnitte der Wasserblätter auch dann noch statt, wenn diese der Beendigung des Wachsthums und der Zellvermehrung sich nähern. Die grossen, fort und fort durch wechselnd geneigte Wände sich theilenden Scheitelzellen der Abschnitte enthalten dann stets einige gefärbte Chlorophyllkörner, deren bei jeder neuen Theilung einige in die neue Scheitelzelle aufgenommen werden. Ausserdem werden aber neue Chlorophyllkörner gebildet, zunächst farblose, den grünen Chlorophyllkörnern gleich gestaltete, meist gestreckt brodförmige Körper, aus mit Iod sich bräunender Substanz. In den weiter rückwärts gelegenen Zellen der Wasserblätter sind sämmtliche körnige Bildungen grün gefärbt; in den jüngsten Gliederzellen finden sich Uebergangsstufen von den farblosen zu den intensiv grünen Körnern. Die Chlorophyllkörner der Haare von Salvinia entstehen durch Zerklüftung einer zusammenhängenden grünen Masse in wenigen Portionen, und vermehren sich dann noch durch Abschnürung in je zwei. Alle diese Chlorophyllkörner enthalten in der Jugend kein Amylum.

Das Ergrünen der farblosen oder gelblichen Grundmasse des Chlorophylls ist abhängig von der Einwirkung eines Lichtes bestimmter Intensität; es unterbleibt bei Lichtausschluss; es vollzieht sich unvollständig bei ungenügender Beleuchtung. Das Maass der zum Ergrünen erforderlichen Lichtintensität ist für verschiedene Pflanzen ein sehr ungleiches. Während z. B. Cerealien, Hülsenfrüchte u. v. A. des vollen Tageslichtes bedürfen, genügt eine äusserst geringe Lichtmenge zum Hervorrufen der grünen Farbe vieler Schattenpflanzen, insbesondere cryptogamischer. So entwickeln z. B. Hymenophyllum Tunbridgense, Conomitrium julianum, Vaucheria sessilis, Prothallien von Polypodiaceen lebhaft grüne neue Organe bei einer Beleuchtung, die nicht hinreicht das Lesen grober Schrift zu ermöglichen. — Eine auffallende Ausnahme von der Regel, dass bei Lichtausschluss das Chlorophyll nicht ergrünt, machen die keimenden Embryonen der Coniferen. In keimenden Samen von Pinus Pinea z. B. färben sich die Kotyledonen grün, wenn die Keimwurzel etwa 2 Ctm. Länge erreicht hat, obwohl sie ausser von dem Gewebe des Eiweisskörpers von der völlig undurchsichtigen Samenschale umhüllt sind; sie färben sich auch dann, wenn eine zollhohe Schicht Erde den Samen bedeckt[2]). — Der das Ergrünen hervorrufende Einfluss der Lichtstrahlen beschränkt sich nicht auf die von ihnen unmittelbar getroffene Stelle eines Chlorophyll erzeugenden Organs. Ein Blatt wird in seiner ganzen Ausdehnung grün, auch wenn nur eine kleine Stelle desselben längere Zeit beleuchtet wird[3]). — Die verschiedenfarbigen dem Auge sichtbaren Strahlen des Spectrum

---

1) Nach Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 151, welcher die beobachteten Erscheinungen so auffasst, dass in Schleimbläschen zwei bis drei oder mehr Chlorophyllkörner gebildet werden können, die dann durch Auflösung der Schleimbläschen frei werden.

2) Sachs in Lotos 1859, p. 7. 3) Guillemin in Ann. sc. nat. 3. S.. 7, p. 160.

bewirken sämmtlich das Hervorrufen der grünen Farbe; die hellsten (gelben) am raschesten und intensivsten. Auch die ultravioletten Strahlen theilen diese Eigenschaft, doch in minderem Grade als die sichtbaren; und ebenso die ultrarothen Strahlen[1]).

Auch die Zerklüftung der zusammenhängenden Schicht aus noch farbloser Grundmasse des Chlorophylls in einzelne Chlorophyllkörper erfolgt bei vielen Pflanzen nur bei Beleuchtung; bei andern dagegen auch in völliger Dunkelheit. Im ersteren Falle sind z. B. die ersten Blätter im Dunkeln gekeimter Pflanzen von Zea Mays, Phaseolus vulgaris, Vicia Faba; im zweiten die Kotyledonen ebenso gewachsener Sämlinge von Helianthus annuus[2]).

Ein weiteres Erforderniss zum Ergrünen des Chlorophylls ist das Vorhandensein einer Temperatur, welche ein bestimmtes, für verschiedene Pflanzen sehr verschiedenes Minimum übersteigt. Wird diese Höhe der Temperatur nicht erreicht, so bleiben die in Entwickelung begriffenen Pflanzentheile bleich, auch bei intensiver Beleuchtung: eine Erscheinung, die in nassen und kühlen Spätsommern an Gewächsen sehr häufig eintritt, welche in dieser Beziehung einer hohen Temperatur bedürfen (beispielsweise Amsonia salicifolia, Robinia Pseudacacia).

Lagerung der Chlorophyllkörper in der Zelle. Die Chlorophyllkörper, aus und in dem Protoplasma jugendlicher Zellen entstanden, sind stets diesem Protoplasma eingebettet, ihre Lagerung innerhalb der Zelle ist durch die Vertheilung des Protoplasma innerhalb derselben bestimmt. In weitaus den meisten Fällen befinden sie sich innerhalb des protoplasmatischen Wandbelegs der Zelle; wo dieser in mehrere Schichten verschiedener Dichtigkeit und Beweglichkeit differenzirt ist, in einer mittleren, relativ ruhenden Schicht desselben; sie sind wandständig. So bei Einzahl der Chlorophyllkörper bei Anthoceros, bei Vielzahl derselben bei Characeen, in den Prothallien von Polypodiaceen und Equisetaceen, in den Blättern von Landpflanzen u. s. w. Sie liegen in rosenkranzförmigen Reihen in den vom Zellkern strahlig ausgehenden Protoplasmasträngen in den Parenchymzellen des Stammes, der Selaginellen, in den unter der Korkschichte liegenden, kein Amylum enthaltenden Zellen am Lichte ergrünende Kartoffelknollen[3]). Seltener sind sie in der innersten, unter Umständen in rascher Bewegung begriffenen Schicht des Protoplasma eingeschlossen und von den Strömungen derselben mit fortgeführt: so bei kreisender Strömung in constanten Bahnen in den Blattzellen der Hydrocharideen, in den gestreckten Zellen des jungen Embryoträgers von Tropaeolum majus (sehr elegantes Beispiel); bei Strömung in netzartig verzweigten, veränderlichen Bahnen in den Blatthaaren von Cucurbita, Ecballium u. v. A. Wo im letzteren Falle eine beträchtliche Anhäufung des Protoplasma in der Umgegend des Zellenkerns statt gefunden hat, da sind dieser Ansammlung Chlorophyllkörper in besonders grosser Zahl eingelagert.

Diese Beziehungen der Lagerung des Chlorophylls zur Vertheilung des Protoplasma in der Zelle bleiben bestehen, so lange die Zelle sich überhaupt in voller Vegetation befindet. Naht das Ende der Lebensthätigkeit einer Zelle heran, oder erleidet die Anordnung ihres Protoplasma durch äussere Einwirkungen tief greifende Störungen, so wird mit der Gestaltung des Protoplasma auch die Lagerung des Chlorophylls modificirt.

1) Guillemin a. a. O. p. 157 ff.
2) Sachs in Lotos 1859, p. 6. 3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 108.

In alten Haaren von Cucurbitaceen, von Salvinia natans z. B. ballt sich hier und da ein Theil des Protoplasma zu sphärischen Tropfen, die gelegentlich auch Chlorophyllkörner einschliessen. In gereiften saftigen Früchten, z. B. in denen von Solanum nigrum, bilden sich im protoplasmatischen Wandbelege der Zellen des Fruchtfleisches häufig Vacuolen; und nicht selten trennen sich Portionen dieses Wandbelegs von demselben, als kugelige, grössere oder kleinere Massen in der Vacuolenflüssigkeit schwimmend und eines oder mehrere Chlorophyllkörperchen einschliessend. Ist der Tropfen farblosen Protoplasmas sehr klein, so sitzt seine Hauptmasse dem eingelagerten Chlorophyllkorn einseitig seitlich an, etwa wie das Glas einer Taschenuhr. Wird eine solche Zelle bei der Präparation oder beim Auflegen des Deckglases gequetscht, so wird dadurch die Tropfenbildung des Protoplasma sehr beschleunigt und begünstigt. — Derartige Fälle rückschreitender Umbildung oder gewaltsamer Störung des protoplasmatischen Zelleninhalts sind es, welche zu der verbreiteten Ansicht geführt haben, das Chlorophyll werde in »Schleimbläschen« gebildet[1]).

Bau der Chlorophyllkörper. Die wahrnehmbare Structur der Chlorophyllkörper stimmt überein mit der sphäroïdal gestalteter Massen relativ ruhenden gewöhnlichen Protoplasmas; mit derjenigen primordialer Zellen oder aus grossen Zellen herausgedrückter, sich rundender Protoplasmaballen. Die peripherische Schicht jedes Chlorophyllkörpers ist merklich dichter, als die innere Masse. In diese geht die Hautschicht allmälig über, ist nicht scharf gegen sie abgegränzt. Wo Vacuolen oder sonstige fremde Inhaltsmassen (wovon weiter unten) in Chlorophyllkörpern vorkommen, da lässt sich häufig auch eine dichtere Beschaffenheit der Schicht der Substanz des Chlorophyllkörpers erkennen, welche dem eingeschlossenen Tropfen aus wässeriger Flüssigkeit, oder aus Oel, oder dem Amylumkorn oder sonstigen fremden Körpern zunächst angränzt. Diese dichteren Schichten, innere und äussere, sind noch mehr als durch stärkere Lichtbrechung durch intensivere Färbung charakterisirt; in ihnen ist in der gleichen Raumeinheit eine grössere Menge des grünen Farbstoffes vorhanden.

Voluminösere Chlorophyllkörper mit relativ wenig umfangreichen fremdartigen Inhaltsmassen lassen diese Verhältnisse sehr anschaulich hervortreten; die grössere Dichtigkeit und dunkelgrüne Färbung der peripherischen Schicht z. B. die in Prothallien von Polypodiaceen, in Stängel- und Blätterzellen von Nitellen; dieselben Differenzen der peripherischen und der innersten (hier dem Zellenkern die angränzenden) Schicht von der dicken mittleren die grossen Chlorophyllkörper von Anthoceros, und die Umgebung der weiterhin mit hohlkugelförmigen Gruppen von Amylumkörnern sich umkleidenden kugeligen Vacuolen im Chlorophyll von Zygnemaceen und Desmidieen[2]), von Oedogonien, Cladophoren und von Bryopsis (vgl. Fig. 55 und § 41). — Auf die grössere Dichtigkeit einer relativ dünnen äusseren Schicht gründet sich vornehmlich die durch Nägeli den Chlorophyllkörpern beigelegte Bezeichnung als Bläschen, als von einer Membran umschlossener Gebilde; eine Bezeichnung, die mehrseitig adoptirt wurde[3]). Bei dieser Benennung wurde von der Voraussetzung ausgegangen, dass der Begriff einer Membran nur die Differenz eines vorzugsweise innerhalb einer Ebene ausgedehnten Körpers von den beiderseits ihn begränzenden Medien bedinge, nicht auch die scharfe Abgränzung gegen jedes derselben und nicht auch den Besitz eines erheblichen Grades von Elasticität. Gern räume ich ein, dass die Aufnahme der beiden letzteren Bedingungen in den Begriff einer

1) Dieser Irrthum hat eine ganze Literatur, beispielsweise nenne ich: Hartig, Leben der Pflanzenzelle, Berlin 1844, dessen Entwickelungsgesch. des Pflanzenkeims, Leipzig 1858, Trécul in Ann. sc. nat. 4. S., 10, p. 147, Maschke in Bot. Z. 1859, p. 193, Weiss in Sitzungsber. Wiener Ak., math. naturw. Cl., 50. Bd. 1. Abth. p. 6.

2) De Bary, die Conjugaten, p. 2.

3) u. A. von Göppert und Cohn in Bot. Zeit. 1849, p. 665, und von mir, vgl. Unters., p. 3.

Membran zweckmässig, und die Benennung »Chlorophyllbläschen« nach den Auseinandersetzungen v. Mohl's nicht beizubehalten ist[1]).

Es ist bis jetzt nur ein Fall bekannt, in welchem Chlorophyllkörper Andeutungen einer Differenzirung ihrer peripherischen Schichten in Areolen verschiedener Dichtigkeit erkennen lassen: eine Differenzirung, welche analog der gleichen von Zellhäuten auf der Flächenansicht als Gitterung, auf der Durchschnittsansicht als radiale Streifung sich darstellt. So nach (bisher unveröffentlichten) Beobachtungen von Rosanoff an erwachsenen Chlorophyllkörpern der Bryopsis plumosa (vergl. Fig. 58 mit der Erklärung).

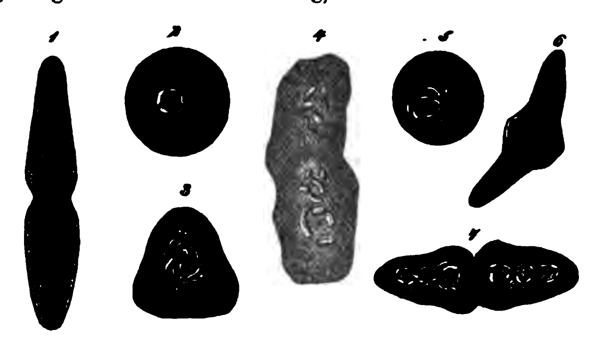


Fig. 58.

Die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper stimmt überein mit dem Protoplasma, aus welchem sie abstammt, in Betreff der auf ein geringes Maass beschränkten Quellungsfähigkeit mit Wasser. Das Imbibitionsvermögen der inneren Masse ist grösser, als dasjenige der peripherischen Schichten. Bei freiem Zutritt von Wasser zu massigeren Chlorophyllkörpern kommt es in Folge davon zur Ausscheidung kugeliger Tropfen wässeriger Lösung der löslichsten Bestandtheile im Innern, zur Vacuolenbildung; und weiterhin zur endosmotischen Anschwellung der Vacuole, zur Sprengung der sie umhüllenden Substanzschicht an der Stelle geringsten Widerstands und zur Ergiessung ihrer Inhaltsflüssigkeit in das umgebende Wasser; völlig in gleicher Art wie bei dem wasserhaltigeren Protoplasma (vergl. S. 5).

Fig. 58. Chlorophyllkörper der Bryopsis plumosa in beiläufig 1000facher Vergrösserung (nach Zeichnungen von S. Rosanoff). 1. In Abschnürung begriffen; in jeder Theilhälfte eine hohlkugelige Gruppe sehr kleiner Amylumkörper, frei in Seewasser liegend. 2. Längliches Chlorophyllkorn, welches, während längeren Liegens in verdünntem Seewasser aufquellend, sich zur Kugel gerundet hat. Die Areolenzeichnung der Aussenfläche ist hier besonders deutlich. 3. Aehnliche behandelte Chlorophyllkörper, Durchschnittsansicht. Die radiale Streifung der peripherischen Lagen der Masse tritt scharf hervor. Die Amylumkörner sind während des Quellens des Chlorophylls in Unordnung gerathen, so auch bei mehreren der folgenden Figuren. 4. In Abschnürung begriffenes Chlorophyllkorn, in süssem Wasser leicht gequetscht. Die sich kreuzenden Streifensysteme sind am Rande sehr deutlich. 5. Ein in süssem Wasser völlig abgerundetes Chlorophyllkorn. 6. Längliches Chlorophyllkorn, von der schmalen Seite gesehen. 7. In Abschnürung begriffenes deutlich radial gestreiftes Chlorophyllkorn, mit drei hohlkugeligen Amylumkorngruppen in jeder Hälfte.

1) v. Mohl in Wagner's Handwörtb. 4. Bd. p. 205, in Bot. Zeit. 1855, p. 90.

Innerhalb der lebendigen Pflanzenzelle tritt die Vacuolenbildung in Chlorophyllkörpern nur selten, und dann nur in beschränktem Maasse auf: indem sich kugelige Vacuolen in den Chlorophyllbändern der Spirogyren und anderer Zygnemaceen, den Chlorophyllplatten der Desmidieen, den Chlorophyllkörpern der Bryopsis plumosa, des Hydrodictyon utriculatum und anderer niederer Algen ausscheiden: Vacuolen geringen und begränzten Durchmessers, an deren Umgränzung eine hohlkugelige Schicht von Amylum gebildet wird. »Hydrodictyon zeigt in dieser Beziehung folgendes. Die im Laufe der Wachsthumszeit des Netzes nach und nach sich bildenden Amylumkörner erscheinen zunächst als kleine Kugeln (oder Bläschen) von 1,66 bis 2 Mmm. Durchmesser, von hellerer Färbung als die umgebende grüne Masse, welche im Umkreis derselben die intensivste Färbung zeigt. . . Die erste derselben zeigt sich sogleich, nachdem die zur Netzbildung vereinigten Gonidien in den Ruhezustand übergegangen sind, schon ehe die Zelle sich gehöhlt hat, und mit jedem folgenden Tage treten neue hinzu, welche sich nicht durch Theilung der ersten bilden, sondern ihre gesonderte Entstehung haben.« Diese Vacuolen umgeben sich am zweiten Tage mit einem grünen, wellig und undeutlich begränztem Hofe; weiterhin sind sie, ohne an Grösse zugenommen zu haben, von einer genau hohlkugeligen, scharf contourirten Hülle aus mit Iod sich bläuender Substanz umgeben[1]). Aehnlich ist der Entwickelungsgang in den anderen genannten Fällen. Mit der wässerigen Inhaltsflüssigkeit der Zelle stellt sich die Imbibitionsfähigkeit der kleinen Vacuolen des Chlorophylls bald und dauernd ins Gleichgewicht. Tritt aber Wasser frei zu dem Chlorophyll, welches solche Vacuolen enthält, so schwellen dieselben ein wenig an, jedoch nur bis zu einem bestimmten Grade sich ausdehnend, und entfernen die Körner des sie umgebenden Amylum etwas von einander[2]) (vgl. Fig. 58, S. 369).

Die Neubildung von Vacuolen ist dagegen eine Erscheinung, die in weitester Verbreitung auftritt, wenn Chlorophyllkörper durch Oeffnung der sie umschliessenden Zellen oder durch Steigerung der Permeabilität der Zellmembranen mit Wasser in unmittelbare Berührung gesetzt werden. Durchschneidet man eine Zelle einer grösseren Spirogyra unter Wasser, so schwellen die mit Wasser in Berührung kommenden Bänder stellenweise und unregelmässig zu kugeligen, eyförmigen oder gewundenen Massen auf. Aus dem Inneren der Anschwellungen brechen sodann Vacuolen mit ungefärbter Inhaltsflüssigkeit hervor, die grüngefärbte Substanz zerreissend und zur Seite schiebend[3]). Aehnlich bei Anthoceros[4]), bei Nitellen, Prothallien von Polypodiaceen u. s. w. Nicht selten ist die innere Masse der Chlorophyllkörner an Farbstoff so arm, dass die aus solcher gebildete Umkleidung aus dem Chlorophyll hervorbrechender Vacuolen, stark ausgedehnt, wie sie es ist, unter dem Mikroskope völlig farblos erscheint. Abtödtung der Zellen durch Quetschung, längeren Abschluss von der Luft, Erwärmung auf + 50° C. führen ähnliche Erscheinungen herbei, was darauf bezogen werden mag, dass derartige Einwirkungen die Durchlässigkeit der Zellmembran sowohl, als der Hautschicht des Protoplasma für Wasser steigern. Die Chlorophyllkörper, deren Gestalt von der sphärischen abweicht, zeigen während dieses Aufquellens und dieser Vacuolenbildung sehr deutlich ein Hinstreben zur Kugelform, analog bestimmt gestalteten Massen aus gemeinem Protoplasma.

Wachsthum der Chlorophyllkörper. Neu angelegte Chlorophyllkörper sind eines beträchtlichen, in allen Fällen aber endlich begränzten Wachsthums fähig. Dieses Wachsthum bleibt, gleich dem aller in Zellmembranen eingeschlossenen Protoplasmamassen, in allen beobachteten Fällen hinter demjenigen der umhüllenden Zellhaut zurück, so dass die Chlorophyllkörner während der Entwickelung einer Zelle einen relativ kleineren Raum einnehmen, als bei der Entstehung. Es ist nie nach allen Dimensionen gleichmässig, sondern stets

---

1) A. Braun, Verjüngung, p. 210.

2) Nach v. Mohl (Bot. Zeit. 1855, p. 97) werden die Amylumkugeln der Spirogyren durch Wasserzutritt gar nicht verändert. Ich finde auch bei diesen eine geringe Volumenzunahme.

3) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 97. 4) Derselbe a. a. O. p. 107.

in bestimmten Richtungen bevorzugt. Die bevorzugten Richtungen fallen zusammen mit den Richtungen intensivster Zunahme der Ausdehnung der Protoplasmamassen, welchen die wachsenden Chlorophyllkörper eingelagert sind. Mit anderen Worten: bei wandständigem Chlorophyll liegen die Richtungen stärksten Wachsthums in der Ebene des protoplasmatischen Wandbeleges der Zelle, somit in einer der Zellhaut parallelen Ebene; die Chlorophyllkörper erhalten eine abgeplattete Form; ihr kleinster Durchmesser steht senkrecht zur Zellhaut. Die gewöhnlichste Form, welche die Chlorophyllkörper erlangen, ist die biconvexer oder planconvexer Linsen. Bei solcher Gestalt ist eine allmälige Zunahme des Durchmessers der Aequatorialebene um das Zwanzigfache nichts Seltenes. So z. B. haben die Chlorophyllkörner der Metzgeria furcata unmittelbar nach der Individualisirung einen Durchmesser von nicht mehr als 0,3 Mmm., wachsen aber bis auf 6 Mmm. Die der Scheitelzellen junger, noch kugeliger Embryonen ven Tropaeolum majus messen 0,4 Mmm.; diejenigen der blasigen Anschwellung des Trägers dicht über dem Embryokügelchen bis 9 Mmm. In Zellen, welche ein nach einer gegebenen Richtung weit überwiegendes Wachsthum besitzen (und deren protoplasmatischer Wandbeleg somit vorwiegend in dieser Richtung sich dehnt) sind die wandständigen Chlorophyllkörper, neben jener Abplattung, in der nämlichen Richtung langgestreckt.

Beispiele: Bryopsis plumosa, Stamm- und Blattzellen von Characeen, gestrecktes Blattparenchym von Vallisneria spiralis, dem Lichte ausgesetzte, zuvor unterirdisch gewachsene Protonemafäden von Laubmoosen; — in allen solchen Fällen ist von den weiterhin zu erwähnenden durch Theilung langgestreckt gewesener neu entstandener Chlorophyllkörper abzusehen, welche in der Flächenansicht der Kreisform sich nähern; — gestrecktes Parenchym des Stängelinneren von Anthoceros laevis[1]). Gestreckte Form wandständiger Chlorophyllkörper findet sich ab und zu auch in Zellen, unter deren Durchmessern keiner sonderlich überwiegt; dann sind die längsten Durchmesser der Chlorophyllkörner nach den verschiedensten Richtungen gestellt. Nicht selten haben einzelne solche Körner eine verzweigte, dreispitzige Form: so in den Zellen des Fruchtfleisches von Solanum nigrum, in kurzzelligen Cladophoren. Die Vermuthung mag erlaubt sein, dass hier in verschiedenen Regionen des protoplasmatischen Wandbelegs die intensivste Zunahme der Flächenausdehnung differente Richtungen einhält. Die Chlorophyllkörner der peripherischen Zellen der knollig verdickten Stängelbasen mancher Orchideen zeigen, bei Anhäufung um den Kern der Zelle, eine in Bezug auf dessen Centrum radial gestreckte Form: so bei Acanthohippium, Phajus Tankervilliae[2]). In den Zellen der Oberhaut älterer Sprossen von Anthoceros laevis und punctatus erhalten die bei der Anlegung abgeplattet ellipsoïdischen von der Fläche gesehenen kreisrunden oder ovalen Chlorophyllkörper bei weiterer Ausbildung eine sternähnliche, gezackte Form[3]). Verschiedene Stellen des Umfanges sind in von einander divergirenden Richtungen im Wachsthume vorzugsweise gefördert. — Die in relativ starren Protoplasmasträngen eingelagerten Chlorophyllkörner im Parenchym der Stängel der Selaginellen (S. 367) sind, wenn nicht isodiametrisch, stets im Sinne der Richtung jener Stränge gestreckt.

Vermehrung der Chlorophyllkörper durch Theilung. Ist ein Chlorophyllkorn nach einer bevorzugten Richtung hin über ein bestimmtes Ver-

---

1) Nicht alle langgestreckten Zellen haben in die Länge gezogene Chlorophyllkörner. Es kommt darauf an, ob nach Anlegung, beziehendlich nach den letzten Theilungen der Chlorophyllkörner noch ein weiteres Wachsthum der Zelle stattfindet. Bei Vaucheria sessilis z. B. ist dies nicht der Fall, die Chlorophyllkörner sind hier in der Mehrzahl linsenförmig.

2) Gris in Ann. sc. nat. 4. S., 7, Tf. 5, fig. 4, 7, 10. 3) Hofmeister, vgl. Unters., p. 8.

hältniss seines grössten Durchmessers zum kleinsten hinaus gewachsen, so zerklüftet es sich in zwei (sehr selten mehrere) Theilkörner. Die Trennungsebene steht senkrecht auf der Richtung des intensivsten vorausgegangenen Wachsthums. Es erfolgt die Sonderung des übermässig gewachsenen Chlorophyllkorns in zwei (oder mehrere) in der Art, dass zunächst in der Durchschnittslinie der Trennungsebene mit der Peripherie des Korns eine seichte Ringfurche sich bildet, wo bei der hier belegene Theil der Substanz des Korns in die beiden Hälften desselben hinein wandert. Indem so die intensivst gefärbte Rindenschicht des Korns eine Einbiegung nach Innen erfährt, erscheint das Korn, in der Flächenansicht, mit einem querüber verlaufenden dunkleren Streifen bezeichnet, welcher oft täuschend den Anschein einer, in Wirklichkeit nie vorhandenen, das Korn durchsetzenden Scheidewand darbietet [1]. — Die Verschiebung der Substanz des in Theilung begriffenen Korns dauert fort, die Ringfurche dringt tiefer ein, erreicht endlich die Achse des Korns, und so zerfällt dasselbe durch Abschnürung in zwei Theilhälften (vgl. die Fig. 58, S. 369).

Jenes Verhältniss des grössten zum kleinsten Durchmesser des wachsenden Korns, nach dessen Ueberschreitung die Zerklüftung beginnt, ist für verschiedene Arten von Chlorophyllkörnern sehr verschieden. Während es z. B. in den unterirdischen, ans Licht gelangenden protonematischen Fäden von Funaria hygrometrica beiläufig 20 : 1, in den Chlorophyllkörnern von Bryopsis plumosa etwa 12 : 1, in denen der Nitella flexilis 8 : 1 beträgt [2]), und während es bei Zygnemaceen und Desmidieen noch weit höher steigt (bei Mougeotia z. B. mindestens 60 : 1, sinkt es in den Endzellen der Paraphysen jener Funaria auf etwa 6 : 1, in wachsenden Blättern von Fissidens bryoïdes und Sphagnum cymbifolium, den platten Stängeln von Metzgeria furcata auf 4 : 1. — Intensives Wachsthum nach vorwiegend nur einer Richtung und Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung finden sich vorzugsweise in solchen Zellen, die ein lange andauerndes beträchtliches Wachsthum besitzen. Bei Gefässpflanzen tritt diese Vermehrung der Chlorophyllkörper nur wenig hervor: in den chlorophyllreichen Zellen derselben wird bei der ersten Anlegung der Chlorophyllkörper simultan eine grössere Anzahl derselben gebildet, und es nehmen sodann diese Zellen an Grösse nicht sehr beträchtlich, an Zahl der Chlorophyllkörner nur mässig zu. Eine um so wichtigere Rolle spielt die Vermehrung der Chlorophyllkörner bei Muscineen und manchen grösseren Algen.

In den jüngeren Blattzellen von Fissidens bryoïdes z. B. tritt die aus dem Protoplasma ausgeschiedene ergrünende Substanz zu einem einzigen, den Zellkern einschliessenden abgeplattet sphäroïdalen Chlorophyllkörper zusammen. Dieser zerfällt durch Abschnürung in zwei, wenn nach Anlegung zweier secundärer Zellkerne die Zelle zur Theilung sich anschickt. Geht die Zelle, sich streckend, in den Dauerzustand über, so zerklüftet sich der einzige Chlorophyllkörper durch wiederholte Abschnürung in 2—8 Körner [3]). — Aehnlich in den schmalen chlorophyllhaltigen Blattzellen der Sphagnen. Nur ist hier der ursprüngliche einzige Chlorophyllkörper von gestreckter Form. Noch anschaulicher ist die Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung bei den Characeen [4]). In Endzellen von Blättern der Nitella syncarpa, welche

1) Vergl. z. B. Hofmeister, vergl. Untersuchung. Tf. 2, fig. 13c.

2) Der kleinste Durchmesser des Korns ist selbstverständlich derjenige senkrecht zur Fläche der Zellhaut. 3) Hofmeister, vgl. Unters., p. 65.

4) An welchem Objecte Nägeli den Vorgang entdeckte: seine Zeitschr., 3 u. 4, p. 112. Die folgenden Zahlenangaben sind dieser Arbeit Nägeli's entnommen.

c. 0,15 Mill. lang sind, liegen die Chlorophyllkörner in etwa 80 parallelen Längsreihen, deren jede c. 40 Körner enthält. Die Zahl der Längsreihen nimmt nicht zu, während der Durchmesser der Zellen bis zur Beendigung des Wachsthums um das Dreifache sich erweitert. Aber während die Länge der Zellen auf das 75fache wächst, nimmt die Zahl der Chlorophyllkörner jeder Längsreihe um mindestens das 50fache zu. Während dieser Zunahme ist von kleinen jungen Chlorophyllkörnern, welche frei und zwischen den übrigen entstehen möchten, keine Spur zu sehen; wohl aber finden sich in den jüngeren Zellen sehr häufig solche, welche sichtlich in Theilung durch Abschnürung begriffen sind.

Einschlüsse des Chlorophylls. Die Substanz mancher Chlorophyllkörper ballt sich bei deren erster Entstehung um geformte Inhaltskörper der Zelle: so die Chlorophyllkörper von Anthoceros und die junger Blattzellen von Fissidens bryoïdes um den Kern der Zelle[1]), diejenigen von Caulerpa prolifera um Amylumkörner[2]). Solche Chlorophyllkörper besitzen von Anfang an geformte Einschlüsse. In den meisten Fällen bilden solche sich erst nach der Anlegung der Chlorophyllkörper[3]). Manche Chlorophyllkörper scheiden in ihrem Inneren kleine, kugelige, dichtere Massen aus, welche intensiver grüne Färbung annehmen, als die Hauptmasse der Chlorophyllkörner. Solcher in blasseren, grossen Chlorophyllkörpern eingeschlossene kleinere dunklere Chlorophyllkörner finden sich bei sehr unregelmässiger Umgränzung der grösseren Chlorophyllkörper in den Spaltöffnungszellen der meisten Gefässpflanzen, und bei regelmässiger Umgränzung derselben in vielen Crassulaceen[4]), z. B. in den Blattzellen von Sempervivum Wulfenii, Crassula arborea etwa 4—6 in jedem grösseren Korn. Die Bildung ist vergleichbar mit derjenigen der Kernkörperchen in den Zellenkernen: Ausscheidung durch grössere Dichtigkeit verschiedener, aber ähnlich chemisch zusammengesetzter kugeliger Körperchen im Innern der halbweichen Substanz einer geformten protoplasmatischen Masse. In den kleinen grünen Massen treten punktförmige Amylumkörnchen auf. Auch die Anhäufung dichterer, intensiver gefärbter Substanz in der Umgebung der kleinen, von Amylumkörnergruppen umschlossenen Vacuolen im Chlorophyll von Hydrodictyon, Zygnemaceen u. A. (S. 370) kann als Bildung dichterer Inhaltsmassen des Chlorophyllsaus im Uebrigen gleichartiger Substanz aufgefasst werden, insofern auf die Umgebung der Vacuole eine dichtere, intensiver grüne Schicht aus der Grundsubstanz des Chlorophylls aufgelagert ist. Weit verbreiteter im Pflanzenreiche ist die Bildung von Amylumkörnern im Innern der Chlorophyllkörper; so sehr verbreitet, dass der Mangel des Amylum im Chlorophyll ausgewachsener Pflanzentheile zu den seltenen Ausnahmen gehört[5]). Die Amylumkörner bilden sich in den Chlorophyllkörnern einzeln oder zu mehreren. Sie sind innerhalb der Chlorophyllkörper der Vermehrung durch Zerklüftung fähig. Wo das Volumen der Chlorophyllkörner im Verhältnisse zu dem ihrer Einschlüsse aus Amylum beträchtlich ist, da sind diese

1) Hofmeister, vergl. Unters., p. 3, 64. 2) Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. 1, p. 149.
3) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 398. 4) v. Mohl, verm. Schr., p. 353.
5) Es ist durch Sachs in scharfsinniger Weise nachgewiesen (Flora 1862, p. 176; ausführlicher im vierten Bande dieses Buches), dass das Auftreten des Amylum in Chlorophyll der Ausdruck des Beginns der wichtigsten physiologischen Function des Chlorophylls, der Assimilation von Bestandtheilen völlig oxydirter Nährstoffe der Pflanze, wie Wasser, Kohlensäure u. s. w. ist. Hier, wo wesentlich nur die Veränderungen von Form und Structur der Chlorophyllkörper uns zu beschäftigen haben, sei auf diese mit der Ernährungslehre im innigsten Zusammenhange stehende Verrichtung des Chlorophylls nur hingedeutet.

letzteren in der Regel von einer dünnen Schicht intensiver grün gefärbter, dichterer Substanz umkleidet. — Das Verhalten dieser Amylumkörner innerhalb der Chlorophyllkörper wird von wesentlichem Einfluss auf Gestalt und Bau dieser letzteren. Häufig bleiben die Amylumkörner sehr klein. Auch wenn sie in sehr grosser Zahl gebildet werden (wie z. B. in den Zellenkernen, welche von den Chlorophyllkörpern von Anthoceros umschlossen sind) üben sie doch keine formenändernden Wirkungen auf das Chlorophyllkorn, das in dicker Schicht die Amylumkörnchen umschliesst, an dieser Schicht den Unterschied einer dichteren peripherischen Lage und minder dichter innerer Masse deutlich erkennen lässt, der Vacuolenbildung in seiner Substanz fähig bleibt. So z. B. in den Blättern vieler Liliaceen und Amaryllideen, der Camellien. Sind die Amylumkörner äusserst klein, so erscheinen sie, selbst bei Anwendung bester Instrumente, nach Behandlung mit Iod in brauner Färbung[1]). Durch Entfärbung der Chlorophyllkörner mit Alkohol, Behandlung mit Kalilauge (wobei das Amylum aufquillt), Neutralisation durch Säuren und Iodzusatz lässt sich auch in der grössten Mehrzahl solcher Chlorophyllkörner, welche scheinbar kein Amylum enthalten, die Gegenwart desselben im Eintritt blauer Färbung der gequollenen Körnchen nachweisen[2]). — Wo dagegen die Amylumkörnchen beträchtlich wachsen, dehnen sie die Substanz des Chlorophyllkörpers zu einem dünnen Ueberzuge aus, in dessen Masse ihrer Geringfügigkeit wegen keine Vacuolen sich mehr zu bilden vermögen. Die Amylumkörner (meist zu mehreren in einem Chlorophyllkörper vorhanden und dicht aneinandergedrängt) bedingen dann durch ihre Formen die Gestalt des Chlorophylls. — Das Wachsthum der im Chlorophyll eingeschlossenen Amylumkörner ist in tiefen im Innern der Gewebe belegenen Zellen im Allgemeinen bedeutender, als in den mehr oberflächlichen. Bei vielen Pflanzen finden sich dort im Chlorophyll in die Augen fallende Amylumkörner vor, während sie hier nur schwierig sichtbar zu machen sind[3]). Ganz überwiegend über dasjenige des Chlorophylls ist das Wachsthum der eingeschlossenen Amylumkörner z. B. im inneren Rindengewebe von Opuntien, in der Columella der Kapsel von Phascum cuspidatum u. s. w.

Chlorophyllkörner, welche feste Einschlüsse nur von anderer mikrochemischer Reaction, als derjenigen des Amylum enthalten, besitzen z. B. Allium fistulosum und Cepa, Asphodelus luteus, Orchis militaris, Lactuca sativa. — Ein neben Amylum hier und da vorkommender Einschluss ist fettes Oel. Die Chlorophyllkörner mancher Cacteen (Rhipsalis funalis, Cereus variabilis Pfeiff. z. B.) enthalten glänzende Kügelchen, bis zu 20, welche in absolutem Alkohol löslich sind[4]). Die Chlorophyllmassen von Desmidieen und Zygnemaceen sind häufig von sehr kleinen Oeltröpfchen durchsäet, verschiedene Individuen in sehr verschiedenem Maasse. Bei Aufbewahrung solcher Objecte in Glycerin tritt flüssiges Fett aus und fliesst zu grösseren Tropfen zusammen. So auch bei dem Chlorophyll mancher Gefässpflanzen (Blätter von Agave americana, Hoya carnosa z. B.).

Ueber die chemischen Bestandtheile des Chlorophylls ist noch weniger Sicheres bekannt, als über diejenigen des Protoplasma, aus welchem es sich bildet. Die mikrochemischen Reactionen der durch Alkohol oder Aether entfärbten Grundmasse stimmen an jungen Chlorophyllkörnern völlig mit denen des Pro-

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1855, p. 110, 112.
2) Böhm in Sitzungsber. Wiener Akad. 1857, p. 21; Sachs in Flora 1862, p. 166.
3) v. Mohl a. a. O. p. 112. 4) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 400.

toplasma überein; an alten wird die Eyweissreaction vermisst. Die chemische Constitution des ausziehbaren grünen Farbstoffs, welcher von den durch Aether oder Alkohol mit ihm gelöseten Fetten befreit wurde, ist nicht mit genügender Sicherheit bekannt: die Angaben der Chemiker gehen weit auseinander. Gewiss ist nur, dass die sehr geringen Mengen von Eisen, die darin sich vorfinden, ein nothwendiger Bestandtheil desselben sind. Die Bleichsucht (Chlorose) von Pflanzen — diejenige Abnormität der Entwickelung, bei welcher die im vollen Tageslichte sich entfaltenden, sonst grünen Vegetationsorgane farblos oder sehr blassgrün bleiben — kann gehoben werden, indem dem Boden lösliche Eisensalze zugesetzt werden. Das Auftragen einer Eisensalzlösung auf eine umgränzte Stelle eines chlorotischen Blattes ruft auf diesem umgränzten Raume die grüne Färbung hervor. (In chlorotischen Organen ist in manchen Fällen die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper zu Körnern gestaltet, in andern stellt sie eine zusammenhängende, nicht zerklüftete Masse dar: auch hier, wie bei der Entwickelung im Dunkeln, tritt eine Hemmung der Entwickelung ein[1]).

Der alkoholische oder ätherische Auszug des Farbstoffs des Chlorophylls zeigt in hohem Grade das Phänomen der Fluorescenz. Die brechbareren Lichtstrahlen werden beim Eintritt in die Lösung zum Theil in Strahlen grösserer Wellenlänge, anderer Färbung umgewandelt und so reflectirt: die Lösung, welche im durchfallenden Sonnenlichte rein grün erscheint, stellt sich im auffallenden blutroth dar. Damit hängt zusammen, dass in dem Spectrum des durch eine selbst dünne Schicht von Chlorophylllösung gegangenen Sonnenlichts ein Theil der brechbarsten rothen, ein Theil der hellblauen, und die dunkelblauen, violetten und ultravioletten Strahlen vollständig fehlen: diese alle sind als im Allgemeinen rothe dispergirt worden[2]). Das im Gewebe der Pflanzen eingeschlossene Chlorophyll erscheint in der Regel auch im auffallenden Lichte rein grün: ohne Zweifel weil den zum Auge gelangenden Lichtstrahlen sehr viele solche beigemengt sind, die von spiegelnden Flächen (Gränzen von Zellwänden und Flüssigkeiten, Zellwänden und Luft z. B.) im Innern der Gewebe reflectirt und durch Chlorophyllkörner hindurch gegangen sind. Es giebt indess Pflanzen, die in durchfallendem Lichte gelbgrün, in auffallendem schwarzroth gefärbt sind. Hält man einen Spross der Lophocolea bidentata oder L. heterophylla gegen das Licht, so sind Stängel und Blätter gelbgrün durchscheinend. Setzt man einen auf schwarzer Erde gewachsenen Rasen dieser Pflänzchen unter Wasser, und lässt man directes Sonnenlicht auf dasselbe fallen, so zeigt er schwarzrothe, ins Braune ziehende Färbung. Chlorophyllhaltige Blätter zeigen die nämlichen Absorptionserscheinungen, wie Chlorophylllösung[3]).

Neben dem grünen Farbstoff findet sich in den Chlorophyllkörpern mancher Pflanzen ein zweiter. Die Collemaceen, Oscillatorineen, Nostochineen, die blaugrünen Chroococcaceen[4]) geben, mit Wasser in der Reibschale gerieben,

---

1) Gris in Ann. sc. nat. 4. S., 7, p. 201.

2) Stokes in philos. transact. 1852, p. 463; übers. in Poggendorf's Ann. 4. Ergänzbd., p. 21. Ausführlicheres im 4. Bande dieses Buches.

3) Stokes a. a. O. p. 262, woselbst auch Angabe eines Verfahrens, mittelst eines complicirteren Apparats Spuren der Fluorescenz nachzuweisen.

4) Die Angaben über das Chlorophyll dieser Kryptogamen beruhen auf noch unveröffentlichten, in Heidelberg durch Askenasy angestellten Untersuchungen.

einen im durchfallenden Lichte mehr oder weniger reinblauen (häufig ins Violette ziehenden), im auffallenden Lichte bräunlichorange gefärbten Auszug, welcher die grünen Strahlen des Sonnenlichts vollständig, sowie einen Theil der rothen Strahlen desselben absorbirt. Der unter der Luftpumpe eingetrocknete Farbstoff ist in Aether und Alkohol unlöslich. Die mit Wasser erschöpften zerriebenen Pflanzen liefern bei Behandlung mit Alkohol oder Aether eine Chlorophylllösung, die von einer aus grünen Blättern von Gefässpflanzen erhaltenen in Nichts sich unterscheidet. — Werden lebende Pflanzen einer blaugrünen grosszelligen Gloeocapsa mit absolutem Alkohol ausgezogen, so erscheinen die Zelleninhalte dann hellblau. — Die bläulichgrün gefärbten Chlorophyllmassen haben den Namen der Phytocyankörnchen erhalten [1].

Die rothe Färbung der Florideen beruht auf der Anwesenheit von den Chlorophyllkörnern wesentlich gleichartig beschaffenen Körpern in den Zellen, welche von einem rothen färbenden Stoffe durchdrungen sind (Erythrophyllkörnchen). Dieser ist in kaltem Wasser mit im durchfallenden Lichte bläulich-carmoisinrother Farbe löslich. Die Lösung fluorescirt stark; im auffallenden Lichte erscheint sie gelborange; ein grosser Theil der violetten, die grünen Strahlen sämmtlich werden als gelbe dispergirt: sie absorbirt die grünen und einen Theil der violetten Strahlen. Wird die Lösung auf 50—60° C. erwärmt, so entfärbt sie sich. Im Tageslichte bleicht sie sehr schnell. Lebende Florideen werden bei gleicher Erhöhung der Temperatur grün. Auch absterbende Florideen nehmen im Sonnenlichte grüne Färbung an. Der alkoholische Extract lebender Florideen ist von smaragdgrüner Farbe, und besitzt alle optischen Eigenschaften einer gemeinen Chlorophylllösung. Mit Wasser erschöpfte lebende Florideen geben mit Alkohol eine eben solche Lösung [2]. — Getrocknete Wedel des Hydrolapathum sanguineum Stackh., mit destillirtem Wasser zerrieben, geben mir eine carmoisinrothe Flüssigkeit, die eintrocknend eine Schicht intensiv blaurothen Farbstoffs zurückliess. Dieser in in Alkohol und Aether unlöslich. Das mit Wasser erschöpfte Parenchym enthielt mikroskopisch wahrnehmbare, blassgrüne Körnchen. Mit Alkohol behandelt, gab es einen grünen Extract, der in Allen mit einer Chlorophylllösung übereinstimmte. Es ist klar, dass auch bei den Florideen, wie bei den Collemaceen, die Chlorophyllkörper, ausser von dem grünen in Wasser unlöslichen Farbstoffe, noch von einem in Wasser löslichen, anders gefärbten Stoffe durchdrungen sind, und dass dieser zweite Stoff bei den Florideen von so intensiver Färbung ist, dass er unter gewöhnlichen Verhältnissen das Grün völlig verdeckt.

Viele Chlorophyllkörner nehmen gegen das Ende ihres Lebens eine gelbe oder gelbrothe Farbe an (Xanthophyllkörnchen). So zum Theil bei dem herbstlichen Vergilben der Blätter. Das Gelb ist meist ein ziemlich blasses; rothgelbe und rothe Farbentöne der Herbstblätter werden dadurch hervorgerufen, dass der Zellsaft, die Inhaltsflüssigkeit der grossen centralen Vacuolen von Zellen der Blätter sich roth färbt (z. B. bei Ribes aureum, Rhus coriaria). Intensive Färbung in Gelb

1) Kützing, Phycol. germ., p. 49.

2) Stokes a. a. O. p. 265. Rosanoff in Ann. sc. nat. 5. S. 4, p. 320. — Die gleichzeitige Anwesenheit von rothem und grünem Farbstoff in Florideen machte Kützing bereits früher bekannt (Phycol. gen., p. 21, Phycol. germ., p. 49). Doch nahm er an, der rothe Stoff sei im Safte gelöst.

oder Roth erlangen die Chlorophyllkörner vielfach in Blattorganen der Blüthen und in reifenden Früchten von Phanerogamen, sowie in den Zellen der Wände der Antheridien von Laubmoosen und Characeen. Die gelbe oder gelbrothe Färbung tritt vollständig an die Stelle der vorherigen grünen. Der Farbstoff ist durch Alkohol ausziehbar, in Wasser unlöslich. Die gefärbt gewesenen Körperchen bleiben nach Digestion in Alkohol völlig farblos zurück. Die alkoholische Lösung zeigt keine Spur von Fluorescenz.

Ein Beispiel: die Wand rothgefärbter Früchte von Capsicum annuum giebt, mit absolutem Alkohol ausgezogen, eine Lösung von tiefem und reinem Orangegelb. Lässt man auf eine, in einem Gefässe mit geschwärzten Wänden befindliche Schicht dieser Lösung das Spectrum des Sonnenlichts fallen, und entwirft man in jedem Theile des Spectrums mittelst einer Linse von kurzer Brennweite ein Sonnenbildchen auf der Oberfläche der Flüssigkeit, so überzeugt man sich, dass alle verschiedenen Strahlen in ihren eigenen Farben reflectirt werden; auch die blauen und violetten.

Manche der gelbroth oder gelb gewordenen Chlorophyllkörper zeigen ein auffallend gesteigertes Längen- oder vielmehr Spitzenwachsthum. Die der peripherischen Gewebe der Frucht von Lycopersicum esculentum sind langgestreckt, mit stumpfen oder spitzen, in letzterem Falle oft ungefärbten Enden. Viele (nicht alle) Farbkörperchen der Fruchtwand von Capsicum cerasiforme, Lycium barbarum, Solanum capsicastrum, Asparagus verticillatus, des Arillus von Evonymus europaeus wachsen an einer Stelle, oder an zwei einander gegenüberliegenden Punkten (bei länglichen Körnern an den Enden), oder an drei verschiedenen Orten zu oft sehr lang werdenden Fortsätzen aus; die Körnchen werden spindelförmig oder selbst dreistrahlig. Wenn diese Sprossungen der Körnchen besondere Länge erreichen (wie bei den erwähnten Solanaceen), so bleiben sie farblos[2]. Eine langgezogene und dabei gekrümmte Spindelform besitzen auch die Farbstoffkörner der orangerothen Bracteen der Strelitzia Reginae[3]), zwei, bis dreispitzige Gestalt in den Zellen der Corolle von Eccremocarpus scaber[4]).

Manche Chlorophyllkörner zeigen bei dem Uebergange der grünen Färbung in die gelbe oder rothe keine andere Aenderung als die der Farbe. Andere theilen sich vor dem Roth- oder Gelbwerden oder während desselben wiederholt, verlieren die eingeschlossenen Amylumkörner und nehmen stark abgeplattete Form an.

Ein leicht zu constatirendes Beispiel für den ersteren Fall bieten die gelben Staubfadenhaare der Tradescantia undulata H. Bpl. Schon in der jungen Knospe enthalten die Zellen, welche später Farbkörperchen führen, farblose Körnchen von eckiger Form mit relativ grossen Amylumkernen. Allmälig ergrünen diese Körnchen, zunächst in der Umgebung des Zellkerns. Während die Petala sich röthen, geht die grüne Färbung in die Königsgelbe über, zunächst ohne dass Grösse, Form und Beschaffenheit der Farbstoffkörner sich ändern. Zuerst werden die um den Zellkern gehäuften Körner gelb, während die anderen noch grün sind. Erst nach dem Aufblühen verschwinden die Amylumkerne, und die Farbkörper werden grösser, linsenförmig, bläschenähnlich, insofern eine dichtere peripherische Schicht intensiver gefärbt erscheint als die blasse innere Masse. — Die unreife Beere von Solanum Dulcamara enthält in den Zellen des inneren Parenchyms grosse, blassgrüne, eckige Chlorophyllkörner, die von umfangreichen

1) Unter diesem Ausdruck seien mit Farbstoff imprägnirte Körper ungefärbter Grundsubstanz verstanden.

2) Unger, Anat. u. Physiol., p. 110; Trécul in Ann. sc. nat. 4. S., 10, p. 127, Weiss in Sitzungsber. Wiener Akad. math. ph. Cl. 50, 1, p. 6.

3) v. Mohl in Wagner's Handwb. d. Physiol. 4. p. 206.

4) Hildebrand in Pringsh. Jahrb. 3, Tf. 4, fig. 7.

Amylumkernen fast ausgefüllt sind. Amylumkerne und Chlorophyllkörner zerklüften sich wiederholt, dann nehmen die Chlorophyllkörner intensiv grüne Farbe an (in den mehr peripherischen Gewebe früher als in dem inneren) und diese grüne Färbung geht durch gelb endlich in gelbroth über, ohne dass die zuletzt stäbchenförmigen Amylumeinschlüsse verschwinden. Anders in den Zellen der Corolle von Cajophora lateritia. Diese enthalten im jungen, grünen Zustande eckige Chlorophyllkörner mit grossen Amylumkernen. Diese zerklüften sich oft wiederholt, die Amylumkerne verschwinden in den Theilkörnern, während diese rothe Farbe annehmen. Die Theilung durch Abschnürung dauert dann noch weiter fort, das Endproduct sind äusserst kleine, intensiv rothe Farbkörperchen von Linsenform.

Farbkörperchen können, auch ohne das Stadium der grünen Färbung durchlaufen zu haben, die rothe oder gelbe Farbe annehmen: so z. B. die der Corollenblätter von Tropaeolum majus, der Scheibenblüthen von Helianthus annuus, der Antheren von Crocus, Colchicum. — In den letzteren tritt die gelbe Färbung unterirdisch, bei völligem Lichtausschluss ein. — Bei dem künstlichen Experiment entwickelt sich der gelbe Farbstoff in tiefer Finsterniss ganz allgemein, vorausgesetzt, dass die Pflanze entweder Reservenahrung in Masse in der Nähe der sich entwickelnden gefärbten Theile (Blüthen) angehäuft hat, oder dass der Versuch so angestellt werde, dass während nur die Blüthen in Dunkelheit sich befinden, eine hinreichende Menge von chlorophyllhaltigen Vegetationsorganen vom Lichte getroffen und so zur Assimilation befähigt werde [1]).

Ganz junge Petala von Tropaeolum majus enthalten eine zusammenhängende platte Masse farbloser dichterer protoplasmatischer Substanz von Form eines partiellen Wandbelegs. Diese zerklüftet sich zu einer Anzahl polygonaler oder linsenförmiger Körnchen, in denen die gelbe Färbung auftritt, ohne dass mehr als eine schwache Spur eines grünen Farbentons zuvor an dem ganzen Organ sich gezeigt hätte.

Die gelben und rothen Farbkörperchen stimmen auch darin mit Chlorophyllkörperchen überein, dass sie nicht selten in gleicher Art, aber intensiver gefärbte, bestimmt geformte Einschlüsse enthalten. Diese Einschlüsse bestehen aus einer mit Iod sich bräunenden Substanz z. B. bei Tropaeolum majus (Corolle), Helianthus annuus (Zungen der Randblüthen). In beiden Fällen sind sie kugelig. Anderwärts ist die intensivere Färbung in einer Schicht dichterer, gleichfalls derjenigen des Farbekörperchens gleichartiger Substanz verbreitet, welche ein Amylumkörnchen, oft von länglicher Gestalt, umkleidet: so in den Zellen des Fruchtfleisches von Solanum Dulcamara.

Es kommen auch blaue und braune Farbekörperchen im Pflanzenreiche vor, wiewohl selten: blaue (sphäroïdale, von einem in Wasser löslichen Stoffe gefärbte) in den inneren Perigonialblättern der Strelitzia Reginae und der Tillandsia amoena; braune, spindelförmige oder rundliche in den braunen Theilen von Neottia nidus avis [2]).

Die Lagerung der Farbekörperchen ist identisch mit derjenigen der Chlorophyllkörner: in lebenden Zellen sind sie stets dem Protoplasma, meist dem farblosen protoplasmatischen Wandbelege eingebettet. Die von vielen Beobachtern beschriebenen Fälle, in welchen sie in farblosen sphärischen Tropfen aus Protoplasma (sogen. Bläschen) enthalten sind, oder frei im Zellsafte schwimmen, sind Artefacte oder Desorganisationsproducte, wie sie namentlich im Fleische saftiger, überreifer Früchte auftreten (vergl. S. 368).

---

1) Sachs in Bot. Zeit. 1865, p. 117. 2) Hildebrand in Pringsh. Jahrb. 3, p. 61, 66.

Die Färbung pflanzlicher Gewebe beruht sehr häufig auf der Lösung eines Pigments in der Vacuolenflüssigkeit der Zellen, dem sog. Zellsafte; eines Pigments, welches selbstredend in Wasser löslich ist. In den Zellen, welche derartige Pigmentlösung in hoher Concentration, und zugleich in der Vacuolenflüssigkeit Aleuronkörper enthalten (§ 43), sind diese von dem Pigment imprägnirt: so in den violetten Blumenblättern von Viola tricolor, den rothen Stellen des Perigonium von Orchis mascula und anderen Orchideen. Die hier krystallinischen, intensiv blauviolett oder roth gefärbten Körper werden durch Wasser allmälig entfärbt[1]). — Diese Lösungen haben mannichfaltigste Farbentöne: Blau und Purpur in allen Abstufungen und Uebergängen in der unendlichen Mehrzahl der Fälle; gelb und orange z. B. in den Corollen gelbblühender Georginen[2]), den Narben aller Arten von Crocus; braun in den schwärzlichen Flecken der Stipulae von Vicia faba, den Corollenblättern von Delphinium elatum, grün in den Corollenblättern der Medicago media[3]). Farbenmengungen werden oft hervorgerufen durch das Nebeneinanderliegen verschieden gefärbter Zellen, noch öfter durch das Vorkommen von Farbekörperchen in Zellen mit gefärbter Vacuolenflüssigkeit z. B. gelber Farbekörperchen und violetter Lösung in den mittleren Zellen der Haare der kurzen Staubfäden von Tradescantia undulata, der purpurbraunen Flecken auf den Petalen von Tropaeolum majus; rothgelber Körperchen mit blasspurpurnem Zellsafte in vollreifen Früchten von Solanum Dulcamara, Chlorophyll und purpurne Lösung in vielen Epidermiszellen der Blätter von Vallisneria spiralis (viele andere Beispiele siehe bei Hildebrand a. a. O.).

§ 42.

Amylum.

Die meisten Gewächse bilden in dem Protoplasma ihrer Parenchymzellen feste Körner aus einem in kaltem Wasser unlöslichen[4]), in siedendem ausserordentlich stark aufquellenden Stoffe von der Cellulose isomerer chemischer Zusammensetzung, welcher unter allen bekannten Körpern allein mit den Membranen der Fruchtschläuche der Flechten die Eigenschaft theilt, bei Durchtränkung mit wässeriger Iodlösung allein, ohne Zutritt eines assistirenden Körpers, indigoblaue Farbe anzunehmen. Diese Körner sind das A m y l u m oder S t ä r k e m e h l.

Das Amylum ist im Pflanzenreiche noch weiter verbreitet, als das Chlorophyll[5]), insofern nicht allein alle chlorophyllhaltigen Pflanzen Amylum bilden, sondern auch viele chlorophylllose Gewächse Amylum führen. Die wenigen Phanerogamen, in deren Chlorophyllkörnern niemals Amylum angetroffen wird (S. 374), führen solches doch in anderen Theilen: z. B. Allium Cepa und fistulosum in den Wurzelhauben, Orchis militaris dort und in den Knollen, Asphodelus dort und im Rhizome. Auch die Florideen enthalten Amylumkörner: sie liegen hier nackt im protoplasmatischen Wandbelege der Zellen, hier und da eingeschaltet zwischen die

1) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 6.

2) Hildebrand a. a. O. p. 64. 3) Derselbe a. a. O. p. 66.

4) Mit Wasser zerriebene Amylumkörner geben, nach Filtriren, eine schwach opalisirende Flüssigkeit, die mit Iod sich blau färbt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass hier in farbloser Flüssigkeit gequollene Amylumfragmente von blauer Farbe schwimmen. Die Quellung ist sehr wahrscheinlich eine Folge der beim Zerreiben nothwendig entwickelten Wärme.

5) »Systematische Uebersicht des Pflanzenreichs bezüglich des Vorkommens von Stärkekörnern« in Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 531.

von rothem Farbstoff mit durchtränkten Chlorophyllkörner[1]). In Nostochineen, Oscillatorineen und den übrigen Algenformen, deren Chlorophyll ein blauer Farbstoff beigemengt ist (S. 375), wurde bisher noch kein Amylum gefunden[2]). Dagegen enthalten viele absolut chlorophylllose Pflanzen reichlich Amylum. Zwar fehlt es der grossen Mehrzahl der sehr verschiedenen Verwandtschaftsgruppen angehörigen Zellenkryptogamen, welche der Sprachgebrauch, die Chlorophylllosigkeit derselben zum Kennzeichen nehmend, Pilze nennt; bei Saprolegnia aber kommen Amylumkörnchen in den Eysporen vor[3]). Die chlorophylllosen phanerogamen Parasiten und Pseudoparasiten enthalten zum Theil reichlich Amylum: so z. B. Cuscuta in der Stängelrinde, Orobanche und Lathraea in den unterirdischen Theilen[4]), Cassytha im Stamm[5]), Rhopalocnemis phalloïdes im Embryo[6]).

Augenscheinlich ist die Bildung von Amylumkörnern in der Pflanze in der Regel ein Vorgang, durch welchen im Gewebe ein Vorrath von späterhin (bald oder nach längerer Ruhe) bei dem Aufbau neu zu bildender Organe (Gewebsmassen) zu verbrauchendem Stoff abgelagert wird. In grösster Quantität wird Amylum in den Organen angehäuft, welche bestimmt sind, als Reservenahrungsbehälter für weiterhin sich entwickelnde Sprossungen zu dienen: in Brutknospen (Zwiebeln, Knollen u. s. w.) der mannichfaltigsten Art, in Samen, in Pollenkörnern, in manchen Sporen. Feinkörniges Amylum findet sich ferner sehr allgemein in der nächsten Nachbarschaft der Vegetationspunkte der Stängel, Blätter und Wurzeln aller Gefässpflanzen, insbesondere in allen darauf untersuchten Wurzelhauben; offenbar dient es hier als Material zum Wachsthum der Membranen der neu sich bildenden Zellen[7]). Wo Fette (Oele) als Reservenahrung abgelagert sind, da tritt während der Verwendung derselben zu weiterem Wachsthum mehr oder minder massenhaft, aber sehr allgemein die Bildung von Amylum ein[8]). Um so auffallender ist die Erscheinung, dass viele zur Abstossung von der lebenden Pflanze bestimmte Organe reichlich und regelmässig Amylum enthalten. Die sich abblätternden peripherischen Zellschichten von Wurzelhauben zwar pflegen kein oder nur wenig Amylum zu enthalten. Dagegen sind die Trennungsschichten, plattenförmige Massen kleinzelligen Gewebes, welches an den Abfallstellen zur Abstossung bestimmter Blatt- und Stängelorgane gebildet wird, stets reich an Amylum[9]), und nicht selten enthalten die abfallenden, keiner Weiterentwickelung fähigen Organe selbst dessen in ziemlicher Menge (Fruchtwand von Cucurbita Pepo z. B.). Auch in vielen saftigen Früchten geht ein beträchtlicher Theil dort angehäuften Amylums der Pflanze dadurch verloren, dass es nur theilweise zu Zucker oder anderen löslichen Stoffen umgebildet wird, und in diesem Zustande die Zellen des Parenchyms füllt, wenn die Frucht abfällt: so bei den Früchten von Musa, von Solanum tuberosum (die zur Reifezeit nicht selten noch unveränderte und halbzerstörte Amylumkörner enthalten) u. s. w.

Neu entstehende Amylumkörnchen treten als unmessbar kleine, punktförmige Körper im Protoplasma auf. Wenn sie, wachsend, solche Dimensionen erlangen, dass ihre Form erkannt werden kann, so zeigen sie sich zunächst genau kugelförmig. Dies gilt von allen Amylumkörnchen ohne Ausnahme, mag ihre

---

1) Rosanoff in Ann. sc. nat. 5. Sér. 4, p. 322. 2) Nägeli a. a. O. p. 532.
3) Pringsheim in N. A. A. C. L., 23, 1, p. 424. 4) Nägeli a. a. O. p. 555, 557.
5) Nägeli, p. 550. 6) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. W., 6, p. 599.
7) Sachs in Pringsh. Jahrb. 3, p. 207. 8) Ders. ebend., p. 243.
9) v. Mohl in Bot. Zeit. 1860, p. 1, 132.

spätere Gestalt auch noch so sehr von derjenigen der Kugel abweichen [1]). Die Kugelform wird bei fernerem Wachsthume selten dauernd eingehalten, die ausgewachsenen Körner (oder zusammengesetzten Körner, siehe weiter unten) werden linsen-, ey- oder abgeplattet eyförmig; cylindrisch, auch unregelmässig gestaltet, selbst lappig. Längliche Amylumkörner weichen in mittleren Entwickelungs- und Grössenzuständen häufig weiter von der Kugelgestalt ab, als nach Erreichung des Maximum ihre Ausdehnung. In dem spätesten Stadium des Wachsthums wird das Verhältniss der Länge zur Breite für die letztere wieder günstiger, als zuvor [2]). Freiliegende Amylumkörner sind stets von gerundeten Flächen begränzt. Wenn dagegen Amylumkörner eine Zelle völlig ausfüllen, so platten sie sich durch gegenseitigen Druck ab und werden polyëdrisch: so z. B. im Endosperm von Zea Mays [3]).

Genau kugelige ausgewachsene Amylumkörner kommen u. A. vor in unterirdischen Stammtheilen von Valeriana officinalis, Rumex, in Orchisknollen; linsenförmige im Endosperm der Cerealien, eyförmige mit annähernd kreisrundem Querschnitt in den Kartoffeln; abgeplattet eyförmige oder stumpf-dreieckige oder stumpf-trapezoïdische in den Zwiebeln vieler Liliaceen und Amaryllideen, z. B. Tulipa, Leucojum, im unterirdischen Stamm von Canna; besonders langgezogene im Stamm von Alpinia Galanga, Dieffenbachia Seguina, Hemerocallis, Tamus communis; höckerige im Stamme von Cereus variabilis, in den Kotyledonen von Aesculus Hippocastanum, im Stamme von Isoetes lacustris; gelappte im Milchsafte der afrikanischen blattarmen oder blattlosen Euphorbien [4]).

Die Körner wachsen so lange, als sie mit dem Protoplasma, innerhalb dessen sie entstanden, in unmittelbarer Berührung bleiben, und als in der Zellhöhlung, innerhalb deren sie sich entwickeln, Raum für ihre Massenzunahme vorhanden ist. Man kann im Allgemeinen nach ihrer Grösse ihr Alter bemessen. In Zellen, welche eine grosse Vacuole enthalten, ragen die grösser werdenden Körner mit einem Theile ihrer Masse aus dem Wandbeleg heraus in die Vacuolenflüssigkeit hinein. An dieser von Protoplasma nicht mehr umkleideten Extremität nehmen sie fernerhin nicht merklich an Masse zu, während an dem anderen Ende das Wachsthum andauert. Die Körner erhalten längliche Formen. In solchen Zellen wird dem Wachsthum der frühest entstandenen Körner dadurch bei Zeiten eine Gränze gesetzt, dass die Volumenzunahme der nach ihnen im protoplasmatischen Wandbeleg sich bildenden Körner die älteren grösseren, welehe nur noch mit einem kleinen Theil ihrer Masse in dem protoplasmatischen Wandbelege hineinragen, aus dem Protoplasma gänzlich herausdrängt, so dass sie in der Vacuolenflüssigkeit frei schwimmen (leicht zu beobachten in halbwüchsigen Kartoffelknollen oder Schnitten aus jungen Theilen unterirdischer Stämme von Canna, die einige Zeit in Alkohol gelegen haben und deren Protoplasma in Folge davon geronnen ist). Entstehen gleichzeitig sehr viele Amylumkörnchen im Protoplasma einer Zelle, und dehnen sie dasselbe durch ihr gleichmässiges Wachsthum der Art aus, dass die Vacuolenflüssigkeit eingeschluckt und verdrängt wird, so bildet das Protoplasma die Maschen eines körperlichen Netzes zwischen den Körnern, welche in den gegenseitigen Druck, den sie im geschlossenen Zellraum aufeinander üben, die endliche Begränzung ihres Wachsthums finden. So ist es in den

1) Nägeli a. a. O. p. 3, 219. 2) ebenda, p. 287.
3) Payen in Mém. prés. à l'ac. de sc. de l'Instit. de Fr. p. divers savants, 8, p. 232.
4) Nägeli a. a. O. p. 3, 4: daselbst noch viele weitere Beispiele.

innern Endospermzellen von Zea Mays. In der Jugend enthalten diese einen dünnen protoplasmatischen Wandbeleg. Dieser ist später von zahlreichen, gleich kleinen Amylumkörnchen durchsäet und dabei beträchtlich mächtiger. Weiterhin ist die Vacuole ganz verschwunden. Im reifen Samen[1]) füllen polygonale Amylumkörner, zwischen denen ein Maschenwerk mit Iod sich bräunender körniger Substanz verlauft, den Zellraum völlig aus. — Eine einzig dastehende Ausnahme von der Regel, dass nur im Protoplasma (dieses Wort im engsten Sinne genommen) Amylumkörner sich bilden und wachsen, bieten die Euphorbiaceen dar, welche in dem Milchsaft ihrer Milchsaftgefässe Amylumkörner, bei den afrikanischen Arten von sonderbarer, schenkelknochenähnlicher Form enthalten.

Amylumkörner, welche eine beträchtlichere Grösse erreicht haben, zeigen sehr gewöhnlich einen geschichteten Bau[2]): sie erscheinen auf dem optischen Durchschnitt zusammengesetzt aus gegen einander scharf abgegränzten Streifen verschiedenen, wechselnd stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens, verschiedener Dichtigkeit. Amylumkörner, welche in mit Imbibitionswasser gesättigtem Zustande die Differenz der Lichtbrechung der Schichten sehr deutlich hervortreten lassen, erscheinen nur undeutlich oder gar nicht geschichtet, wenn sie durch Austrocknung dieses Wasser verloren haben. Die mikrochemischen Reactionen der dichteren und der minder dichten Schichten sind annähernd die nämlichen. Es beruht die Verschiedenheit der Dichtigkeit der Schichten demnach wesentlich auf relativ grösserem Wassergehalt der minder dichten, auf geringerem der dichteren Schichten.

Bei dem ersten Sichtbarwerden einer Differenzirung des heranwachsenden Korns in Parthieen verschiedener Dichtigkeit tritt allgemein eine Sonderung einer wasserhaltigeren inneren, relativ kleinern sphäroidischen Masse von einer wasserärmeren, dichteren peripherischen Schicht hervor. Jene wird als **Kern** des Amylumkorns bezeichnet. Der Kern ist in den meisten Fällen genau kugelig (Amylum der Kartoffelknollen, der unterirdischen Achsen von Canna u. v. A.). Seltener ist er linsenförmig (in den linsenförmigen Körnern der Cerealien z. B.), länglich (Amylum der Kotyledonen von Pisum und anderer Papilionaceen) bis linearspindelförmig (Amylum im Milchsaft afrikanischer Euphorbiaceen[3]). Der Kern liegt im Korn entweder central, so bei linsenförmig abgeplatteter und kugeliger Gestalt desselben, oder excentrisch. Alle excentrisch liegenden Kerne von Amylumkörnchen sind genau kugelig[4]). Die den Kern umgebende peripherische Masse ist nur bei grösseren Kernen aus mit einander abwechselnden Lamellen grösserer und geringerer Dichtigkeit zusammengesetzt. Die äusserste und die innerste, den Kern unmittelbar einschliessende dieser Lamellen gehören stets den dichteren Schichten an. Die innersten Schichten sind geschlossen, blasenförmige, vollständige Mäntel von Rotationskörpern. Bei Amylumkörnern von kugeliger oder wenig abgeplattet sphäroïdaler Form mit centraler Lage des Kerns verhalten sich auch die peripherischen Schichten ebenso. Bei Körnern von stark abgeplatteter Linsengestalt, und noch mehr bei solchen mit excentrischer Lage des Kerns ist die Zahl und die Dicke der Schichten in dem dicksten Theile der den Kern um-

1) Payen in Mém. Ac. sc. p. div. Savans., 8, p. 232.
2) Fritzsche in Poggend. Ann. 32, p. 129.
3) Nägeli a. a. O. p. 21—24. 4) ebendas., p. 21.

gebenden peripherischen Masse am grössten; die Mächtigkeit der Schichten nimmt von hier aus nach dem mindest dicken Theil der peripherischen Masse allmälig ab, und in der Nähe dieser dünnsten Stelle keilen die Schichten grossentheils sich aus. Die Mehrzahl der peripherischen Schichten solcher Körner hat Kappenform, ist mit ihrer Concavität dem Kerne zugewandt; zu ihm sind sie concentrisch; der Kern ist das Schichtencentrum des Korns. Eine durch die dicksten und dünnsten Stellen der Schichten gelegte Linie schneidet das Centrum des Kerns. Diese Linie heisst die Achse des Amylumskorns[1]). Sie ist meist eine gerade Linie, seltner eine Curve oder eine gebrochene Linie.

Ausnahmslos sind minder dichte Schichten zwischen dichtere eingeschlossen. Nie bildet eine schwächere lichtbrechende Schicht den Umfang eines Amylumkorns. Das Auskeilen nicht rings um den Kern verlaufender, kappenförmiger Schichten stellt immer in der Art sich dar, dass dichtere Lamellen gespalten, die schwächer lichtbrechenden in den Spalt eingeschaltet erscheinen. Die stärker lichtbrechende äusserste Lamelle des Korns verlauft ausnahmslos ringsum[2]).

Der geschichtete Bau tritt in Amylumkörnern von schliesslich eyförmiger oder sonst von der Kugelform abweichender Gestalt erst geraume Zeit nach dem Momente hervor, zu welchem die jungen Körner durch ungleichmässiges Wachsthum aus der Kugelgestalt in eine der definitiven ähnliche Form übergingen, welche innehaltend sie noch weiter wachsen. Die inneren Schichtencomplexe sammt Kern, deren Dimensionen den grössten Durchmessern der jüngeren, kleineren, noch keine Schichtung zeigenden Körnern gleich kommen, besitzen dann allgemein eine der kugeligen näher kommende Gestalt, als diejenige der ähnlich grosser jüngerer Körner es ist. »Die inneren Schichten von ausgebildeten Formen nähern sich bis auf eine ziemliche Grösse der Kugelgestalt, während ganze Körner von gleicher Grösse länglich, oder keilförmig zusammengedrückt sind[3]).«

Diese Thatsache ist ein entscheidender Beweis gegen die, in früherer Zeit vielfach gehegte Vorstellung, dass die lamellöse Structur der Amylumkörner ihren Grund in der successiven Auflagerung verschieden lichtbrechender Schichten auf die Flächen schon vorhandener Schichten habe[4]). Sie beweiset ohne Weiteres gegen die Ansicht[5]), dass diese Auflagerung neuer Schichten auf die Aussenfläche vorhandener Körner erfolge. — Mit dieser Vorstellung ist ferner das gelegentliche Vorkommen von lanzettlichen oder linealspindelförmigen, eingeschlossenen besonderen Schichtensystemen ohne Kern zwischen den in gewohnter Weise verlaufenden Lamellen geschichteter Körner kaum vereinbar, wie es sich in dem Stammparenchym des Cereus variabilis Pfeiff. nicht selten, im unterirdischen Stamme von Canna bisweilen findet[6]); und nicht minder spricht gegen sie der Umstand, dass nie und nirgends eine weichere Schicht als äusserste eines Korns irgendwelcher Grösse und Altersstufe erscheint, sondern dass die peri-

1) Nägeli, p. 21.

2) Wo auf den ersten Blick die peripherischen Schichten seitlich frei zu endigen scheinen, wie z. B. in Stamm von Dieffenbachia Seguina, in unreifen Früchten von Solanum tuberosum, da ergiebt sich bei Anwendung der vollkommensten optischen Hülfsmittel das oben ausgesprochene Verhältniss. Die kappenförmigen Schichten laufen nur dann mit ihren Rändern seitlich frei aus, wenn die Körner bereits durch von Aussen her vorschreitende Auflösung corrodirt und der äussersten, umhüllenden Schicht beraubt sind: so in reifen Früchten der Kartoffel.

3) Nägeli a. a. O. p. 219.

4) Ausgesprochen zuerst durch Fritzsche (a. a. O.); später z. B. durch v. Mohl in Wagner's Hdwb. d. Physiol., p. 207.

5) welche Fritzsche zu begründen suchte.

6) Nägeli a. a. O. p. 219.

pherische Schicht kleinster, mittelgrosser und grösster Körner stets die grösste Dichtigkeit besitzt[1]). Aber auch die Auffassung, dass der Innenfläche der jeweiligen innersten der vorhandenen Schichten successiv neue Schichten wechselnd von dichterer und minder dichter Substanz aufgelagert würden, ist nicht durchführbar[2]). Nicht allein, dass diese Behauptung nur eine Umschreibung des Ausdrucks sein würde, dass im Innern der bis dahin gleichartigen Substanz des stets soliden Korns eine Differenzirung in Schichten verschiedener Dichtigkeit eintrete. Sie ist auch unvereinbar mit der Thatsache der Zunahme der Zahl unvollständig umhüllender, kappenförmiger Schichten nach Anlegung der ersten solcher in Körnern mit sehr excentrischem Kern.

Die Amylumkörner wachsen nach allen Diesem lediglich durch Intussusception; und zwar sind alle Theile, peripherische wie centrale, eines Korns des Wachsthums fähig, wenn auch die Massenzunahme in verschiedenen Regionen in differenten Richtungen und mit sehr verschiedener Intensität erfolgen kann und erfolgt. In jungen, etwa 2 Mill. langen Knollen, in unreifen Früchten von Solanum tuberosum zeigen die Amylumkörner, welche die erste Andeutung der Differenzirung der Substanz in Parthieen verschiedener Dichtigkeit erkennen lassen, ausnahmslos zuerst das Auftreten des Kerns als einer sphärischen Masse geringen Umfangs, deren Dimensionen denen des Kerns ausgebildeter Körner ungefähr gleichkommen und (bei einfachen Körnern) fortan nicht erheblich zunehmen. Der Kern wird höchst selten in noch kugeligen Körnern sichtbar, meist erst in solchen deren Länge die Breite um mindestens die Hälfte übertrifft. Beim ersten Sichtbarwerden liegt er dann bereits stark excentrisch. An etwas grösseren und älteren Körnern (von beiläufig ⅙ der Länge der völlig ausgewachsenen werden minder dichte Schichten in der den Kern umschliessenden Substanz sichtbar: bald zuerst eine den Kern umschliessende von Form des Mantels einer Kugel oder eines Ellipsoids, bald noch von dieser eine oder mehrere meniskenförmige in den vom Kerne entfernteren Theilen des Korns. Beide Fälle finde ich etwa gleich häufig. Mit zunehmender Grösse der Kerne vermehrt sich rasch die Zahl der minder dichten Schichten: sowohl die der geschlossenen als die der kappenförmigen, die der ersteren meist beträchtlicher: offenbar durch Spaltung der Schichten aus dichterer Substanz und Einschaltung einer Lamelle aus weicherer Masse in der Spalte[3]).

Neue Schichten bilden sich da, wo dichtere Schichten in Richtung senkrecht zu ihren Flächen über ein gewisses Maass hinaus an Masse zugenommen haben. Die Umgränzung der neuen Schicht ist bedingt durch die Richtung des vorausgegangenen Dickenwachsthums der Schicht, in welche sie sich einschaltet. Sie erlangt die grösste Mächtigkeit an der Stelle, an welcher jenes Wachsthum am intensivsten war. Ihre eigene Massenzunahme führt das Wachsthum des ganzen Kerns zunächst in der bisher eingeschlagenen Richtung weiter. — In allen Theilen eines wachsenden Amylumkorns können neue Wachsthumsrichtungen auftreten. Ueberwiegen diese neuen Richtungen an Intensität die zuvor bestandene Richtung lebhaftesten Wachsthums, so erfolgt eine Modification der Anordnung der Schichten: die Achse des Korns wird eine Curve, oder es treten (bei plötzlichem Eintritt der neuen Richtung) zu der bisherigen ganz neue Achsen hinzu

---

1) Nägeli, p. 220.

2) Den Versuch zur Durchführung machte u. A. Walpers: Flora 1852, p. 689.

3) Nägeli (a. a. O. p. 232) kam in Bezug auf den Beginn der Schichtenbildung zu anderen Ergebnissen. Nach ihm vergrössert sich der Kern (noch während das Korn Kugelgestalt hat, theilt sich nach Erreichung eines bestimmten Umfangs in drei Parthieen verschiedener Dichtigkeit, von denen die innerste einen neuen kleineren Kern darstellt, die mittlere (dichtere und die äusserste (weniger dichte) die Form von Kugelmänteln haben. Mir sind bei oft wiederholter, mit den besten optischen Hülfsmitteln unternommener Untersuchung der unzweifelhaft zur Untersuchung besonders geeigneten, jungen amylumführenden Organe der Kartoffel keine Thatsachen vorgekommen, welche für Nägeli's Auffassung sprächen.

das Korn enthält dann innerhalb der geschlossenen äussersten Schicht mehrere differente Schichtensysteme. So z. B. bei den unregelmässig gestalteten Körnern in Marke vieler Arten von Cereus, im Parenchym des Stammes von Dieffenbachia Seguina.

Die Massenzunahme wachsender Amylumkörner ist im Allgemeinen intensiver im Innern des Korns, als in dessen peripherischen Schichten. Die letzteren wachsen in vielen Fällen (namentlich bei einzelnen halbzusammengesetzten Körnern mit dünner gemeinsamer umhüllender Schicht) fast ausschliesslich in Richtung der Flächen; die ersteren nehmen an Fläche und Dicke zu[1]. — In manchen Körnern überwiegt das Flächenwachsthum der peripherischen Schichten das der inneren. Dann entstehen im frischen, wachsenden, in der lebenden Zelle eingeschlossenen Amylumkorne Spalten, welche auf den Kern strahlig zulaufend, die inneren Schichtensysteme rechtwinklig zu deren Flächen durchsetzen (sehr deutlich z. B. in den Früchten von Solanum tuberosum). Amylumkörner von gestreckt-ovaler Form und mit sehr excentrisch gelagertem Kerne und mit vielen meniskenförmigen Schichten halten während ihres Wachsthums ein bestimmtes Lagenverhältniss zu dem protoplasmatischen Wandbelege der Zelle ein, in welcher sie sich ausbilden: sie sind mit dem, vom Kerne fernsten Ende in das Protoplasma eingesenkt und haften in diesem, das Ende welches den Kern enthält, ragt in die Vacuolenflüssigkeit hinein[2]. Wo solche Amylumkörner gelappte Formen besitzen, da berührt die Endigung eines jeden Lappens den Wandbeleg der Zelle.

Halbzusammengesetzte Amylumkörner. Nicht selten kommen Amylumkörner vor, welche innerhalb eines Systemes peripherischer concentrischer Schichten eingeschlossen, zwei oder mehrere besondere Schichtensysteme des Innern zeigen. Das Korn enthält zwei oder mehrere Kerne; jeder dieser Kerne ist von einer Anzahl schaliger Schichten umgeben, und die beiden (oder mehreren) Schichtencomplexe sind von einer Anzahl schaliger Schichten eingehüllt[3]. Solche halbzusammengesetzte Körner finden sich einzeln unter einfachen, z. B. in den Knollen von Solanum tuberosum, in unterirdischen Stammtheilen von Canna, häufig im Marke der grossen Arten von Cereus. Die meisten sind solche mit excentrischem Kerne; Körner mit centralem Kerne sind selten halb zusammengesetzt: es finden sich solche in den Makrosporen der Marsilea pubescens[4]. Die Entwickelung der halbzusammengesetzten Körner erfolgt bei den grossen Formen, welche der Beobachtung der Entwickelung zugänglich sind, wie die von Solanum, Canna, auf zwei verschiedenen Wegen: am häufigsten in der Art, dass statt eines einzigen Kerns zwei (oder mehrere) in dem Schichtencentrum sich bilden. Die Masse des bisherigen Kerns nimmt an Grösse, dann an Dichtigkeit zu, und in ihr scheiden sich zwei neue Kerne, kugelige Substanzpar-

1) Nägeli, p. 236.

2) Crüger in Botan. Zeit. 1854, p. 46; Tf. 2, fig. 13—22 (Abbildungen von, wachsendes Amylum enthaltenden Zellen aus Stämmen von Dieffenbachia, Costus, Philodendron). Man kann diese Thatsache sehr leicht an Schnitten aus dem Parenchym unreifer Früchte von Solanum tuberosum constatiren, die man in Alkohol hat erhärten lassen. — Dass die äusserste, dem Protoplasma eingebettete Schicht solcher Amylumkörner eine von der übrigen Substanz in ihrer Reaction gegen Jod abweichende Beschaffenheit besitze, wie Crüger angiebt, kann ich nicht bestätigen.

3) Fritzsche in Poggend. Ann. 23, 1834, Tf. 2. 4) Nägeli a. a. O. p. 35.

thieen minderer Dichtigkeit aus, deren wachsende Umgebungen durch fortgesetzte concentrische Spaltung in Lamellen verschiedener Dichtigkeit besondere Schichtensysteme bilden. Dieser Process kann auf jeder Alters- und Grössenstufe der Körner eintreten, so dass die eingeschlossenen Schichtensysteme bald relativ klein, und von einer mächtigen Lage beiden gemeinsamer umhüllender Schichten umgeben sind, bald umgekehrt. Entstehen in einem Korn mit excentrischem Kern zwei neue Kerne, so liegen diese in einer zur Achse des Korns rechtwinkligen Linie; bei platten Körnern in der Fläche der grössten Ausdehnung des Korns. Die eingeschlossenen Schichtensysteme (Theilkörner) wachsen an den einander zugewendeten Seiten am intensivsten. Der Kern eines jeden ist an der nach der Peripherie des zusammengesetzten Korns gewendeten Seite von den wenigsten und mindest dicken Schichten umhüllt. Die eingeschlossenen Schichtensysteme zeigen ein um so stärkeres Wachsthum, je näher sie dem mathematischen Centrum des halbzusammengesetzten Korns liegen. Sind sie stark excentrisch gelagert, so bleibt ihr Wachsthum sehr hinter demjenigen der umhüllenden Schichten zurück, welche in die Mittelgegend des halbzusammengesetzten Korns fallen[1]). In diesen Wachsthumsverhältnissen eingeschlossener besonderer Schichtensysteme giebt sich mit besonderer Deutlichkeit das, S. 385 erwähnte, stärkere Wachsthum des Innern der Amylumkörner, das relativ geringere der Peripherie derselben zu erkennen.

Das Wachsthum der so gebildeten Theilkörner geht durchgehends rascher vor sich, als dasjenige der Substanz, welcher sie eingelagert sind. Diese wird unter Spannung versetzt, und diese Spannung führt endlich zur Aufhebung der Continuität, zur Bildung eines Risses zwischen beiden Theilkörnern, die als zarte dunkle Linie auftritt, an weiter ausgebildeten halbzusammengesetzten Körnern aber deutlich zu einer nur mit Wasser angefüllten, ziemlich weiten Spalte sich ausbildet, welche oft eine Strecke weit in die gemeinsamen umhüllenden Schichten des halbzusammengesetzten Korns eindringt[2]).

Die zweite, seltnere Form der Bildung von Theilkörnern in halbzusammengesetzten Körnern besteht in der excessiven Verdickung einer bestimmten Stelle einer Schicht, welche Stelle annähernd halbkugelige Form annimmt; dem Auftreten eines weichen Kerns und weiterhin zu diesem Kern concentrisch schaliger Schichten in der verdickten Stelle. Auch hier bildet sich, in Folge relativ stärkeren Wachsthums des neuen Theilkorns, zwischen ihm und dem inneren Theile des alten Korns eine Trennungsspalte, und diese dringt bisweilen eine Strecke weit in die umhüllenden Schichten des alten Korns ein[3]).

Zusammengesetzte Amylumkörner. Von der Entwickelung der halbzusammengesetzten Amylumkörner ist die der zusammengesetzten, so weit sie überhaupt bekannt ist, nur gradweise verschieden: nur dadurch, dass die Trennungsspalten bis an die Aussenfläche der Körner vordringen, und dass so das Korn in eine Anzahl von Bruchkörnern zerklüftet wird.

Die zusammengesetzten Amylumkörner kommen sehr häufig vor; ihre Formen und ihre Structur sind sehr mannichfach. Pflanzentheile, in welchen sie sich vorfinden, enthalten neben ihnen einfache Körner nur in geringerer Zahl. Aus zweien oder vieren, nach den Ecken eines Tetraëders gestellten Theilkörnern besteht z. B. das Amylum der Adventivwurzeln der

1) Nägeli, p. 253. 2) ebendas., p. 255. 3) ebendas., p. 258.

verschiedenen Arten von Smilax (der Sarsaparille); aus 2—4 in einer Ebene liegenden das in den Knollen von Colchicum autumnale, aus 6—16 das des unterirdischen Stammes von Arum maculatum. Im Amylum vieler Samen, namentlich im Perisperm der Pflanzen aus der Gruppe der Curvembryosae, ferner im Endosperm von Festucaceen, im Perisperm von Hedychium steigt die Zahl der Theilkörner sehr hoch: bei Hedychium, Festuca über 8000, bei Chenopodium über 14000, bei Spinacia über 30000[1]).

Der Ermittelung des Entwickelungsganges zusammengesetzter Amylumkörner setzt in den meisten Fällen die Kleinheit des Objects ein schwer übersteigliches Hinderniss entgegen. Auch solche, deren ausgewachsene Theilkörner ziemlich gross sind, gehen schon in früher Jugend, bei äusserster Kleinheit, in den zusammengesetzten Zustand über. So z. B. finde ich die Amylumkörner der Wurzelrinde von Smilax medica in 2 Ctm. Entfernung von der wachsenden Spitze lebender Wurzeln bei einem Durchmesser von 3—4 Mmm. zum Theil schon in vier tetraëdrisch geordnete Theilkörner zerklüftet, die dann, fortwährend zusammenhaltend, bis auf 25 Mmm. Durchmesser jedes Theilkorns wachsen.

Die Beziehungen des Schichtenverlaufs von Bruchkörnern mit excentrischen Kernen zu dem der Schwesterkörner sind dieselben, wie bei den Theilkörnern halb zusammengesetzter Körner.

Als eine eigenthümliche Form zusammengesetzter Amylumkörner, welche zeitig in Bruchkörner zerfallen, dürften die kugelmantelförmigen Massen aus Amylum zu betrachten sein, welche im Chlorophyll von Zygnemaceen, Conjugaten u. v. a. Algen[2]) sich bilden (S. 370). In jungen Zuständen erscheinen diese Hohlkugeln als homogene, mit Iod sich bläuende Masse. Ueber ihre spätere vollständige Zerklüftung kann kein Zweifel sein (vergl. die Abbild. von Bryopsis, S. 369).

Chemische Constitution des Amylum. Die Amylumkörner sind, übereinstimmend mit der Cellulose (S. 239) aus Kohlenstoff und den Elementen des Wassers nach der Formel $C_6H_{10}O_5$ (für bei 100° C. getrocknetes Amylum) zusammengesetzt[3]). Diesem Stoffe fremdartige Substanzen kommen in den Amylumkörnern nur in äusserst geringer Menge vor. Namentlich hinterlassen sie nach dem Verbrennen nur Spuren von Asche.

Die charakteristische chemische Reaction des Amylum ist die blaue Färbung, welche es bei Zutritt von Iod durch Einlagerung von Iodtheilchen annimmt. Die Bläuung erfolgt nur, wenn das Amylum Imbibitionswasser enthält[4]). Wasserhaltiges Amylum bläuet sich sowohl, wenn das Iod in wässeriger oder mit Wasser mengbarer Lösung (in Alkohol, Aether, Iodkalium z. B.), als auch in mit Wasser unmengbarer Lösung (in fetten Oelen z. B.) oder in Form von Dämpfen an dasselbe tritt. Die Einlagerung des Iod geschieht sehr rasch. Wasserfreies Amylum wird von Ioddämpfen oder von Lösung des Iods in absolutem Alkohol nur äusserst langsam durchdrungen; die Färbung ist dann braungelb[5]).

Durch längere Digestion in Speichel bei 45—55° C. kann den Amylumkörnern die mit Iod sich bläuende Substanz entzogen werden. Bei solcher Behandlung schwindet das Volumen der Körner beträchtlich (Verminderung der Durchmesser bis auf $^2/_3$), und es bleibt von jedem Korne ein System sehr zarter, in

1) Nägeli a. a. O. p. 5. — Zusammenstellung zusammengesetzter Amylumformen aus unterirdischen Pflanzentheilen auch bei Münter in Bot. Zeit. 1845, p. 202.

2) Vgl. namentlich Nägeli a. a. O. p. 403.

3) Payen in Ann. de Chimie et Phys. 65, p. 253; mém. p. div. Sav. 8, p. 253; Mulder physiol. Chemie übers. v. Moleschott, p. 247.

4) v. Mohl in Wagner's Handwb. 4, p. 207.

5) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 14. Februar.

einander geschachtelter Membranen zurück, deren Anordnung derjenigen der dichteren Schichten des Korns entspricht. Diese übrig bleibenden Hüllen sind aber um Vieles dünner, als die dichteren Schichten. Die hierbei stattfindende Auflösung eines grossen Theiles der Substanz ist eine allmälige, im Allgemeinen von der Peripherie zum Centrum vorschreitende. Doch kommen in dem Vorrücken der Auflösung die mannichfaltigsten Unregelmässigkeiten vor, so dass häufig ein scharf begränzter Ausschnitt eines Korns vorerst intact bleibt, während der übrige Theil sich löset, oder dass die Auflösung in die nicht veränderte Substanz eines Korns kanalförmig tief eindringt. Die übrig bleibenden Hüllen zeigen gegen Iod die mikrochemischen Reactionen der Cellulose[1].

Nach Melsens[2] lässt auch durch organische Säuren, Pepsin und Diastose die mit Iod sich bläuende Substanz aus den Amylumkörnern sich ausziehen. — Sehr lange, gegen oder über ein Jahr dauernde Einwirkung von verdünnter Schwefel- oder Salzsäure führt ebenfalls dahin, dass die Körner (nach Auswaschung) bei Zusatz von Iodwasser sich nicht mehr blau, sondern gelblich färben, oder farblos bleiben[3].

Nägeli zieht aus diesen Thatsachen den Schluss, dass die Amylumkörner aus einer Verbindung von Cellulose und einem dieser isomeren, mit Iod sich bläuenden Körper bestehen, welchen er Granulose benennt[4]. Cellulose und Granulose sind in jedem Punkte des Amylumkorns mit einander verbunden. In den dichteren Schichten aber überwiegt relativ die Menge der Cellulose, in den minder dichten die der Granulose. Je reicher der Gehalt an letzterer, je löslicher ist eine gegebene Stelle des Korns in den genannten Lösungsmitteln.

Diese Auffassung hat unzweifelhaft den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit. Zur vollständigen Beweisführung bedarf sie noch der makrochemischen, quantitativen Analyse der durch die Menstrua gelösten Substanz sowie der zurückbleibenden Hüllen. Diese zur Zeit noch fehlende Analyse wird sehr wahrscheinlich den Nachweis der Identität der Zusammensetzung dieser beiden Körper unter sich und mit dem Amylum ergeben. Immerhin ist es aber denkbar wenn auch nicht wahrscheinlich, dass die Einwirkung jener Lösungsmittel eine Umsetzung der zuvor homogenen Substanz des Amylum in zwei neue Körper hervorrufe, deren einer löslich der andere unlöslich ist, und die möglicherweise eine von der des Amylum ganz verschiedene chemische Zusammensetzung haben. — Dass die Grundlage der, mit der Nägeli'schen einigermaassen verwandten Ansicht Maschke's[5], die Amylumkörner beständen aus abwechselnden Schichten von Cellulose und Amylumsubstanz, durch Wiederholung der Beobachtungen nicht bestätigt wird, und dass — auch abgesehen davon, — diese Ansicht nicht haltbar sei, ist bereits durch Nägeli dargelegt[6]. — Gegen den Einwurf v. Mohl's[7], die Substanz der zurückbleibenden Hüllen sei nicht mit der Cellulose zu identificiren, da sie in ihrem Verhalten gegen polarisirtes Licht, durch ihre leichte Löslichkeit in Kalilauge, Chlorzinkiodlösung, Kupferoxydammoniak, Salpetersäure und Salzsäure sich unterscheide, hat Nägeli zutreffend bemerkt[8], dass ein mit dem des Amylums übereinstimmendes Verhalten gegen polarisirtes Licht, eine gleich leichte Löslichkeit in jenen Flüssigkeiten auch Membranen zukomme, deren Zusammensetzung aus Cellulose durch v. Mohl selbst zugestanden wird.

---

1) Nägeli, pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 113. 2) l'Institut. 1857, p. 161.
3) Nägeli in Sitzungsber. Bayer. Akad. 1863, 13. Juni.
4) Nägeli in pflanzenphysiol. Unters. 2, p. 181.
5) Maschke in Erdmann's Jahrb. f. prakt. Chemie, 1852, 2, p. 400.
6) a. a. O. p. 182. 7) Bot. Zeit. 1859, p. 225.
8) Sitzungsb. Bayer. Akad. 1863, 13. Juni.

Verhalten des Amylum zum polarisirten Lichte. Ganz junge, kleine Amylumkörner sind isotrop. Sehr bald aber werden sie doppeltbrechend; lange bevor in den wachsenden Körnern die besten Mikroskope eine Spur von Schichtung erkennen lassen. Die Polarisationsebene der aus dem Amylumkorn austretenden extraordinären Strahlen steht senkrecht auf der Schichtung des Korns, die der ordinären dem Schichtenlaufe parallel; übereinstimmend mit den Membranen von Caulerpa und cuticularisirten Schichten von Zellhäuten (S. 340)[1]. Da bei Betrachtung von Amylumkörnern im Mikroskope die Wirkung der optischen Durchschnittsansichten der Schichten weit diejenige der Flächenansichten, übertrifft, so erscheint jedes Amylumkorn im Polarisationsmikroskop mit einem schwarzen Kreuz bezeichnet, das bis an den Kern des Korns reicht, und dessen Arme hier, im Kerne, sich schneiden. Der Winkel, unter dem die dunkeln Streifen sich schneiden, ist ein rechter, wenn der Kern in der Ansichtsebene des Korns central liegt; ein spitzer, wenn er excentrisch ist. Starke Compression eines Amylumkorns ändert nichts an der Art der Doppeltbrechung. — Die doppeltbrechenden Eigenschaften der Hüllen, welche nach Digestion von Amylumkörnern in Speichel u. s. w. zurückbleiben, sind die nämlichen, wie die der frischen Körner[2]. Die Stellung der Polarisationsebenen bleibt in ihnen ungeändert.

Von der Isotropie junger Amylumkörner überzeugt man sich mit Leichtigkeit bei Untersuchung eines jeden Durchschnitts eines jugendlichen, Stärkemehl bildenden Gewebes (z. B. einer erbsengrossen Kartoffel) im gefärbten Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskops. Die Amylumkörner in den jüngsten Zellen modificiren gar nicht die Farbe des Gesichtsfeldes. Sie bleiben in der Kartoffel einfach brechend bis sie einen Durchmesser von 4 Mmm. überschritten haben. Je älter (und nur im Allgemeinen grösser) die Körner sind, um so intensiver ist ihre Doppeltbrechung. Kleine, 4—5 Mmm. Durchm. haltende Körnchen aus alten Winterkartoffeln sind stark doppeltbrechend. In Chlorophyllkörnern eingeschlossene, oder aus solchen befreite Amylumkörner zeigen ganz in der Regel keine Spur von Doppeltbrechung. — Werden Amylumkörner durch Kalilauge, Chlorcalciumlösung, Kupferoxydammoniak, heisses Wasser zum Aufquellen gebracht, so verschwindet die Doppeltbrechung bald nach dem Beginn der Volumenzunahme; in der äussersten Schicht etwas später, als in der inneren Masse (bei langsamer Einwirkung des Quellungsmittels wird bisweilen ein centraler Theil der Masse des Korns verschont, während die Peripherie schon quillt. Auch in solchen Fällen[3]) zeigt sich der spätere Verlust der Doppeltbrechung der äussersten Schicht). Amylum, welches durch Röstung in Dextrin übergeführt wurde, verliert die doppeltbrechende Eigenschaft. Im käuflichen, aus Kartoffelstärkmehl durch mässiges Erhitzen bereiteten weissen Dextrin findet man neben Körnern, deren Doppeltbrechung nicht beeinträchtigt wurde, alle möglichen Uebergangsstufen zu einfach brechenden, mehr oder weniger desorganisirten Körnern (die immer noch durch Iod violet gefärbt werden). Braunes käufliches Dextrin enthält nur noch vereinzelte schwach doppeltbrecheden Körner.

Das Amylum ist noch besser geeignet, die Entdeckung Nägeli's vorzuführen, dass Spannungsverhältnisse an der Doppeltbrechung organisirter Substanzen unbetheiligt sind, als die Zellmembranen. Unterwirft man eine im gefärbten Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskops liegende isotrope kleine Glaskugel einem sehr mässigen Drucke, indem man eine Glasplatte auf sie legt und schwach presst, so flammt sie sofort in der intensivsten Interferenzfarbe auf. Amylumkörnchen dagegen kann man bis zum Bersten quetschen, ohne dass unter gleichen Verhältnissen ihre Beziehungen zum polarisirten Lichte sich ändern.

---

1) v. Mohl in Bot. Zeit. 1858, p. 1.
2) v. Mohl in Bot. Zeit. 1859, p. 236.
3) Deren Schacht einen abbildet: Anat. u. Physiol. 1, Tf. 4, fig. 23.

Imbibition von Flüssigkeiten. Das aus lebhaft vegetirenden Pflanzenzellen genommene frische Amylum enthält beträchtliche Mengen von Imbibitionswasser, bis über 40% seines Gewichts. Durch längeres Liegen in völlig trockner Luft oder im Vacuum bei gewöhnlicher Temperatur verliert es von diesem Wasser bis auf 10%; diesem letzten Rest von Imbibitionswasser giebt es nur bei andauernder Erwärmung auf 100° C. im Vacuum ab. Lufttrocknes oder völlig trockenes Amylum condensirt Wasserdampf mit Energie. Die Wasserabgabe ist mit entsprechender Volumenabnahme, die Wassereinlagerung mit Volumenzunahme verbunden [1].

Die minder dichten Parthieen geschichteter Amylumkörner geben bei Wasserverlust relativ grössere Mengen von Flüssigkeit ab und verringern ihr Volumen beträchtlicher, als die dichteren. Dieser Gegensatz ist am schroffsten zwischen der äussersten Schicht einerseits, dem Kern andrerseits. Austrocknende Körner sowie solche, welchen man durch Alkohol Wasser entzieht, erhalten deshalb häufig Risse und Spalten im Innern: die weiche Substanz zieht sich stärker zusammen, als die dichtere festere Hüllschicht, an welcher sie haftet; sie geräth unter negative Spannung, die endlich den Zusammenhang aufhebt. Die Risse und Spalten gehen meist vom Kern aus, welcher zu einer Höhlung sich umwandelt, und durchsetzen rechtwinklig die Schichten. Bei excentrisch geschichteten Körnern nehmen die Risse auch bisweilen im mathematischen Mittelpunkte des Korns ihren Ursprung, und gehen von hier nach der Peripherie. Die Risse und Spalten sind mit einem Gase gefüllt. Ein Amylumkorn, welches durch Wasserverlust Risse erhalten hat, nimmt bei neuer Zufuhr von Wasser die frühere Gestalt nicht vollkommen wieder an. Die Risse füllen sich mit Flüssigkeit, aber sie schliessen sich nicht wieder vollständig [2].

Die Imbibitionsfähigkeit des Amylum für Wasser wird durch eine Erhöhung der Temperatur auf beiläufig 55° C. mächtig gesteigert. Die weicheren Theile der Körner werden davon zuerst beeinflusst: sie schwellen und in einzelnen Körnern sprengen sie die dichte peripherische Schicht. Die Volumenzunahme dabei beträgt ungefähr 0,45. An jungen Amylumkörnern tritt diese Erscheinung bei einer etwas niedrigeren Temperatur ein, als bei völlig ausgewachsenen. Bei Erhöhung der Temperatur auf 60° nimmt das Anschwellen und Sprengen der äussern Schichten rasch zu; das Volumen des Bodensatzes von Amylumkörnern in einer grösseren Wassermenge auf mehr als das Doppelte des ursprünglichen. Die ausgetretene innere Substanz vertheilt sich in der Flüssigkeit, die bei Iodzusatz eine intensiv indigblaue Farbe annimmt. Steigt die Temperatur auf 72°, so schwellen auch die gesprengten Hüllschichten weiter an, vorwiegend in Richtung ihrer Flächen. Mehr und mehr auch von ihrer Substanz vertheilt sich in der Flüssigkeit. Nähert sich die Temperatur der Siedhitze, so werden diese Einwirkungen noch gesteigert, und die Umbildung der Amylumkörner zu Kleister wird vollständig [3]. Die Substanz auch der dichtesten Schichten, einschliesslich der peripherischen, vertheilt sich bei lange dauernder Einwirkung vielen heissen Wassers in so kleinen Theilchen in demselben, dass dicke Schichten der Flüssigkeit noch durchsichtig erscheinen. Diese anscheinende Lösung geht aber nicht durch

1) Payen in Mém. p. div. sav. 8, p. 252. 2) Nägeli a. a. O. p. 44.
3) Payen a. a. O. p. 258.

unverletzte Pflanzenmembranen [1]), und die mikroskopische Untersuchung nach Iodzusatz lässt noch zusammenhängende excessiv gequollene Körner oder Bruchstücke von Körnern in der Flüssigkeit erkennen [2]). — Es treten auch die dichtesten Schichten allmälig in den höchsten Grad der Quellung, und endlich in den der feinsten Vertheilung ein, welchen die mindest dichten schon zu Anfang der Einwirkung der höheren Temperatur erfahren. Da in den dichteren Schichten die Masse fester Substanz grösser ist, so besitzt deren Masse selbstredend den grössten Quellungscoëfficienten [3]). — Kaltes Wasser, welches bestimmte Mengen kaustischer Alkalien, oder Kupferoxydammoniaks, Chlorcalciums, von Schwefel- oder Salpetersäure enthält, wirkt in ähnlicher Weise quellungerregend wie heisses Wasser. — Anisodiametrische Amylumkörner nähern beim Aufquellen ihre Gestalt der Kugelform — eine Erscheinung die beim Aufquellen aller imbibitionsfähigen Körper vermöge der durch Wassereinlagerung gesteigerten Verschiebbarkeit der Theilchen eintritt. Der erweichte Körper folgt mehr und mehr der Formgestaltung der Flüssigkeitstropfen. Zuvor kommen häufig, in Folge ungleichraschen Quellens differenter Theile, Formveränderungen anderer Art, selbst Drehungen zu Stande. Die ungleiche Geschwindigkeit des Quellens führt ferner häufig zur Bildung von Spalten in der inneren Substanz: sowohl zwischen den Schichtenflächen belegener, als auch solcher, welche die Schichtenflächen senkrecht durchsetzen [4]). Die längere Einwirkung einer Quellungsflüssigkeit, welche das zur Einleitung der Quellung erforderliche Minimum der Temperatur oder der Concentration besitzt, führt die Aufquellung bis zur äussersten Gränze, bis zur feinsten Vertheilung der festen Substanz in der Flüssigkeit, hinreichende Dauer der Wirkung vorausgesetzt. Höhere Temperaturen oder Concentrationen beschleunigen nur den Verlauf des Hergangs [5]). — Trocknes Amylum, welches bis 200° C. erhitzt wurde, wird (unter partieller Umwandlung seiner Substanz in Dextrin) in kaltem Wasser quellungsfähig. Zum Aufquellen gebrachte Körner kehren nicht in den früheren Zustand zurück, wenn die Quellungsursache entfernt, beziehendlich die quellungerregende Imbibitionsflüssigkeit durch Auswaschen oder Neutralisation ihnen entzogen wird. Sie verkleinern sich dann nur in geringem Maasse.

Alkohol und Iodlösungen werden von den Amylumkörnern in geringeren Mengen imbibirt. Ihr Zutritt zu mit Wasser durchtränkten Körnern wirkt Wasserentziehend. Dies tritt besonders an aufgequollenen Körnern in der sehr bedeutenden Volumenverminderung deutlich hervor, welche erfolgt, wenn solche mit Alkohol oder mit Iodwasser behandelt werden. Es beträgt diese Verkürzung der Durchmesser für gequollenes Kartoffelamylum bei Zusatz von Iodwasser bis zu 40% [6]).

Eine wirkliche Lösung des Amylum tritt dann ein, wenn dasselbe mit verdünnter Schwefelsäure erhitzt wird. Die mit Iod sich blau färbende Flüssigkeit geht durch unverletzte thierische [7]) und pflanzliche [8]) Membranen.

Die Verwendung von Amylumkörnern zum Baustoff neuer Organe in der lebenden Pflanze bedingt eine vorgängige Auflösung derselben; eine Umwandlung

1) Payen a. a. O. p. 261. 2) Nägeli a. a. O. p. 168. 3) Derselbe a. a. O. p. 67.
4) Nägeli a. a. O. p. 75, 81. 5) Derselbe a. a. O. p. 66. 6) Derselbe a. a. O. p. 67, 91.
7) Béchamp in Compt. rend. 39, p. 653. 8) Nägeli a. a. O. p. 172.

zu einem Stoffe, welcher in Wasser gelöst durch die Zellmembranen zu diffundiren vermag. Diese Lösung entbehrt der Fähigkeit, mit Iod sich zu bläuen. — Dieser Verflüssigung der Amylumkörner geht kein irgend erhebliches Aufquellen derselben voraus. Sie werden von aussen her angegriffen, corrodirt; und es schreitet der Auflösung entweder allmälig von Aussen nach Innen vor — an einzelnen Stellen indess rascher als an anderen; bei langgezogenen Körnern, z. B. denen der Kartoffel schneller in Richtung des queren als des Längsdurchmessers —, oder es bilden sich, indem zunächst nur eng umschriebene Stellen der Aussenfläche gelöst werden, und von diesen aus die Lösung gegen das Centrum vorschreitet, tief in das Korn eindringende Kanäle, endlich Spalten, welche das Korn in mehrere Bruchstücke zerfallen machen. Amylumkörner, welche von parasitischen Pilzen oder Monaden befallen sind, werden ebenfalls von Aussen nach Innen, zunächst ohne Veränderung des nicht unmittelbar in Auflösung begriffenen Theils verflüssigt[2].

Es giebt ausser den Chlorophyll- und Amylumkörnern noch einige eigenartig geformte und organisirte Inhaltskörper von Pflanzenzellen vereinzelten Vorkommens, von denen man wenig mehr weiss, als ihre Existenz: z. B. kugelige, mit kurzen Stacheln besetzte, morgensternförmige Körper aus körniger mit Iod sich bräunender Substanz (Wimperkörperchen) in älteren vegetativen Zellen von Nitellen und Charen[3], doppeltbrechende kugelige Körper in den Zellen der Schale mancher Aepfel[4].

§ 42a. Krystallinische Bildungen.

In einzelnen Zellen des Parenchyms fast aller Gefässpflanzen bilden sich Krystalle, die der Hauptmasse nach aus Salzen mit unverbrennlicher Basis bestehen; bald einzeln, bald zu Drusen vereinigt. Oxalsaurer Kalk ist das weitaus am häufigsten in Krystallen innerhalb der lebenden Pflanze vorkommende Salz. Krystalle aus schwefelsaurem Kalk finden sich bei Scitamineen und Musaceen, solche aus kohlensaurem Kalke (abgesehen von den bei der Bildung von Cystolithen betheiligten, S. 180) bei Cycadeen, Cacteen und in den Blättern von Costusarten[5].

In Zellen eingeschlossene Krystalle kommen bei niederen Kryptogamen und Muscineen nur äusserst selten vor. Die im Thallus mancher Flechten oft überaus häufigen Krystalle liegen ausserhalb der Zellen, in den Zwischenräumen des Filzgewebes. Der kohlensaure Kalk, welcher in den Plasmodien der Physareen, bei manchen (Spumaria z. B.) in ungeheurer Masse vorkommt, ist mit seltenen Ausnahmen amorph, in Form kleiner Kugeln[6], welche nicht doppeltbrechend wirken. Doch habe ich in Plasmodien von Didymium Serpula und in denen eines unbestimmbaren Physarum ziemlich grosse Kalkspathkrystalle bemerkt. — Dass die in Tanzbewegung begriffenen Körperchen in den Vacuolen von Closterien eckige Massen, wahrscheinlich Krystalle, einer unverbrennlichen Substanz sind, wurde durch de Bary gezeigt[7].

---

1) Nägeli a. a. O. p. 109 ff.; Gris in Ann. sc. nat. 4. Sér. 18, p. 146.
2) Nägeli a. a. O. p. 128, 130; Cienkowski in Bullet. phys. math. St. Petersb. 1858, 21. Apr
3) Göppert und Cohn in Bot. Zeit. 1849, p. 687.
4) Nägeli in Sitzungsb. Münch. Ak. 1862, 8. März; p. 206 des Separatabdr.
5) Schleiden, Grundzüge. 2. Aufl., 1, p. 166. 6) de Bary, Mycetozoen, 2. Aufl., p. 12.
7) de Bary, die Conjugaten, p. 43.

Menge, Zahl und Grösse der Krystalle sind sehr verschieden. In manchen Pflanzentheilen ist ihre Quantität sehr beträchtlich: so in der Rinde vieler Laubbäume, in den Wurzeln der Arten von Rheum (hier ist die Menge der Krystalldrusen aus oxalsaurem Kalke in den besseren Sorten besonders beträchtlich), in den Cacteen. Ein alter Stamm von Cereus senilis enthielt 0,855 seiner Trockensubstanz oxalsauren Kalk [1]), Pflanzen, deren im Parenchym eingeschlossener Saft besonders stark sauer reagirt, enthalten im Allgemeinen grosse Mengen von Krystallen von Erdsalzen.

Das Vorkommen einzelner Krystalle in Pflanzenzellen ist minder häufig, als das von Krystallbündeln und von Drusen um einen Mittelpunkt strahlig geordneter Krystalle (Sphärokrystalle). Sind Einzelnkrystalle im Vergleich zur Zellhöhle klein, so sind sie dem protoplasmatischen Wandbeleg ein- oder angelagert z. B. bei Tradescantia undulata im Mark, bei Papyrus antiquorum in der Stängelrinde). — Sehr häufig ist das Vorkommen von nadelförmigen Krystallen, sogenannten Raphiden, Combinationen von langgezogenen Prismen und Octaëdern, welche in paralleler Lage der Achsen dichtgedrängt in einer Zelle liegen, dieselbe beinahe ausfüllend [2]). Die Raphiden haltenden Zellen sind besonders zahlreich bei allen Monokotyledonen, die nicht zu den Verwandtschaftskreisen der Glumaceen und Najadeen gehören, finden sich aber auch anderwärts, z. B. im Mark der Stängel von Phytolacca. Die innere Schicht der Membran aller Raphiden enthaltenden Zellen ist aufgequollen. In manchen Fällen, namentlich bei vielen Aroïdeen, steigt die Quellungsfähigkeit dieser Schicht so hoch, dass die nadelförmigen Krystalle, wenn die Zellen in Wasser liegen, mit den Spitzen gegen die Zellwand gedrängt werden, diese dann durchbohren und mit Gewalt aus der Zelle hervorschiessen (so z. B. bei Dieffenbachia Seguina [3]).

Die Krystalle und Krystalldrusen aus oxalsaurem Kalke, welche im Parenchym der Cacteen, in Holz und Rinde der Arten von Malpighia, in der Rinde unserer Laubhölzer vorkommen, enthalten Beimengungen organischer Substanz. Bei langsamer Verkohlung dünner Schnitte aus den Pflanzentheilen, in welchen sie enthalten sind, ändert sich ihre weisse Farbe in eine lichtbraune. Wird die Einäscherung weiter fortgesetzt, so brennen sie zeitiger zu völlig weisser Asche, als die unverbrennlichen Bestandtheile der benachbarten Zellmembranen. Der Gehalt an organischer Substanz ist offenbar nur gering.

Die Krystalle aus oxalsaurem Kalk sind von einer membranähnlichen Schicht körniger, mit Iod sich bräunender Substanz umschlossen: einer dünnen Lage dichteren, beinahe festen Protoplasmas, die dann völlig deutlich hervortritt, wenn die Substanz der Krystalle durch verdünnte Salpetersäure gelöst wird [4]). — Werden eingeäscherte Gewebe von Aroïdeen mittelst eines Stromes verdünnter Salzsäure ausgewaschen, und dadurch der bei der Verbrennung in kohlensaurem Kalk übergeführte oxalsaure Kalk entfernt, so bleibt ein aus Kieselsäure bestehendes Aschenskelet der Hüllhaut jeder einzelnen Raphide zurück [5]).

---

1) Schleiden, Grundz., 2. Aufl. 1, p. 165.

2) Der Name »Raphiden« ist ihnen beigelegt worden, eines unbegründeten Zweifels an ihrer Krystallnatur halber: De Candolle, Organogr. 1, p. 129.

3) Turpin hielt die Löcher, welche die Wand dieser Zellen bekommt, für vorgebildet und nannte die Zellen deshalb Biforinen (Ann. sc. nat. 2. S. 6, p. 14).

4) Payen a. a. O. T. 9, p. 91. 5) ebendas., p. 99.

Aleuron. Manche ölhaltige und einige amylumhaltige Samen enthalten in Zellen der Embryonen, oder des Endosperms — sehr selten in Zellen der Integumente — geringe Mengen eckiger, in Aether, Alkohol, fetten und ätherischen Oelen unlöslicher, in Wasser quellender, in Essigsäure löslicher solider Körper: das Aleuron oder Klebermehl [1]. Wo diese Körper gut ausgebildet sind, zeigen sie deutliche Krystallform: so z. B. im Endosperm von Sparganium, im Embryo der Bertholletia excelsa (Paranuss). Gut ausgebildete Krystalle sind nicht häufig. Auch die grössten sind ziemlich winzig; die Messungen ihrer Winkel sind nicht leicht und nicht völlig verlässlich. Es ist noch nicht mit Sicherheit festgestellt, welchem System die Krystalle angehören; wahrscheinlich ist es das klinorhombische [2]. — Krystalle von ähnlicher chemischer Zusammensetzung, deren Formen aber würfelig zu sein scheinen, finden sich in den amylumlosen Zellen dicht unter der Korkhülle der Kartoffelknollen [3].

Die Menge des Aleurons tritt sehr weit zurück hinter die der gleichzeitig anwesenden Fetttropfen. Maschke bestimmte die Quantität des Aleurons auf etwas über 11% des Gewichts der Trockensubstanz der Embryonen von Bertholletia [4]. Es mögen in dieser Beziehung individuelle Unterschiede vorkommen: in den von mir untersuchten Paranüssen überstieg das Gewicht des nach Maschke's Methode mit Provenceröl und Aether ausgewaschenen Aleuron nicht 2% des Gewichts der Embryonen.

Die mikrochemischen und makrochemischen Reactionen der Aleuronkrystalle sind in der Hauptsache die eines eyweissartigen Körpers [5]. Insbesondere gerinnt die Substanz bei Einwirkung von Alkohol, auch bei lange dauernder von Aether, und wird dann in Wasser unlöslich. Auch die Austrocknung der Aleuronkrystalle mindert ihre Löslichkeit [6]. Uebrigens sind die mikrochemischen Reactionen der Krystalle aus frischen oder alten Samen, sowie die auf verschiedenen Wegen isolirter Krystalle nicht unerheblich verschieden. Eine makrochemische Bestimmung der Zusammensetzung liegt nicht vor. Nur soviel ist festgestellt, dass die Krystalle zum grösseren Theile aus verbrennlicher Substanz bestehen (Maschke ist zu der Ansicht gelangt, die organische Substanz sei die Verbindung einer bedeutenden Menge Caseïn und einer sehr geringen Quantität Albumin [7] mit einer Säure). Lufttrocknes Aleuron aus Bertholletia excelsa, bei 90° C. mehrere Stunden lang getrocknet, gab nach dem Verbrennen aus 3,584 Gr. Substanz 0,497 = 13,9% einer Asche, welche Chlor, Pyrophosphorsäure, Kali, Magnesia und Kalk enthielt, Phosphate der Erdalkalien in grösserer Menge [8].

Die Wirkung der Aleuronkrystalle auf das polarisirte Licht ist nur eine äusserst schwache. Bei horizontaler Lage der Krystallachse ändern sie das Roth I. O. nur in rothorange I. O. oder violett II. O. — Steht die Krystallachse vertical, so sind sie wirkungslos [9].

---

1) Hartig in Bot. Zeit. 1855, p. 881, 1856, p. 263; Entw. d. Pflanzenkeims, Lpz. 1858, p. 108.

2) Nägeli in Sitzungsber. Bayer. Akad. 1862, 11. Juni, p. 220 des Separatabdr.

3) Cohn in schles. Jahresb. 1859, p. 44. 4) Maschke in Bot.-Zeit. 1859, p. 410.

5) Hartig a. a. O.; Radlkofer, Krystalle proteïnartiger Körper, Lpz. 1859, p. 9, 59, 62, 65. Maschke a. a. O. p. 487; Cohn a. a. O. p. 45.

6) Nägeli a. a. O. p. 226. — Leicht löslich sind aus diesem Grunde nur die Krystalle aus frischen, noch nicht völlig gereiften Samen.

7) a. a. O. p. 488. 8) Maschke a. a. O. p. 446.

9) Radlkofer, Krystalle proteïnartiger Körper, p. 6, 58, 65; Nägeli a. a. O. p. 224.

Die Aleuronkrystalle quellen bei reichlicher Wasserzufuhr auf, Wasser aufnehmend; und sie schrumpfen beim Eintrocknen. Zusatz von Aetzkali zu mit Wasser gequollenen Krystallen steigert die Quellung. Bei dem Quellen ändern sich die Winkel, unter denen die Kanten der Krystalle sich schneiden: meist so, dass die spitzen Winkel der rhombischen Flächen beim Quellen um 3—4° kleiner, seltener so dass sie um ein ähnliches Maass grösser werden [1]. Die Quellung erfolgt nicht selten ungleichmässig, in einzelnen Parthieen der Krystalle zeitiger und stärker als in anderen, so dass vacuolenähnliche Räume und Risse im Innern derselben bisweilen sich bilden [2]. — Die Aleuronkrystalle nähern beim Aufquellen ihre Gestalt der Kugelform.

Uebereinstimmend mit den in lebenden Pflanzentheilen vorkommenden Krystallen aus oxalsaurem Kalk u. s. w. haben auch die Aleuronkrystalle eine Hülle aus differenter Substanz, welche übrig bleibt, wenn das Aleuron ganz oder theilweise durch angesäuertes Wasser, Essigsäure, ein Gemenge aus Essigsäure und Glycerin u. s. w. gelösst wird. Die Substanz dieser Hülle wird von vielen, die Substanz der Krystalle rasch lösenden Mitteln nur langsam und schwierig angegriffen [3], aber doch endlich vollständig gelöst [4].

Das Wenige, was über die Entwickelung der Aleuronkrystalle bekannt ist, lauft darauf hinaus, dass die Krystalle in sphäroidalen Massen (fälschlich so genannten Bläschen) dichterer Substanz auftreten, innerhalb dieser Massen an Volumen zunehmen, und zwar häufig bis zu dem Grade, dass sie die peripherische Masse der Substanz zu einer dünnen membranähnlichen Schicht ausdehnen und die Form der Klumpen bedingen. Dies ist völlig zuverlässig ermittelt an den Aleuronkrystallen, welche in den Kernen der Epidermiszellen der reifenden Samen von Lathraea squamaria in Anzahl sich bilden. Es zeigen sich auf jugendlicheren Zuständen in den Kernen bald dicht aneinander gedrängte, bald vereinzelt liegende, theils unregelmässig rundliche, theils eckige Körper, an deren Stelle in weiter ausgebildeten Samen Krystalle (von grösseren Dimensionen als jene Körper) in Anzahl, dicht gedrängt, den Zellkern ausfüllend, nur von einer dünnen Schicht der Substanz desselben überzogen, und durch ihre Anordnung die Gestalt des Kerns bestimmend, angetroffen werden [5]. Auch im Endosperm von Sparganium ramosum [6] und von Ricinus communis [7] finden sich häufig Aleuronkrystalle im Innern sphärischer Klumpen aus protoplasmatischer Substanz, auf jüngeren Zuständen häufiger als in reifen Samen.

So unvollständig auch noch zur Zeit unsere Kenntniss der Gestalt, Structur und Entstehung der Aleuronkrystalle ist, so scheint doch daraus hervorzugehen, dass bei Bildung derselben aus einem Protoplasma, welches an eyweissartigen Stoffen besonders reich ist, sphäroidale Massen, vorzugsweise aus eyweiss-

---

1) Nägeli a. a. O. p. 222. Nägeli spricht um dieser bedeutenden Aenderung der Winkel beim Quellen willen den Aleuronkrystallen die Natur ächter Krystalle ab. Der Vorgang ist aber denn doch von der Aenderung der Winkel unzweifelhafter Krystalle bei Erwärmung oder Abkühlung nur qualitativ verschieden. 2) ebendas. p. 229.

3) Maschke vergleicht sie aus diesem Grunde mit der Korksubstanz a. a. O. p. 411.

4) Nägeli a. a. O. p. 232.

5) Radlkofer, Krystalle proteïnhaltiger Körper, Lzg. 1859, p. 2.

6) Trécul in Ann. sc. nat. 4. S. 10, p. 58.

7) Hartig, Entw. d. Pflanzenkeims, p. 115; Maschke a. a. O. p. 430 ff.

artigen Verbindungen gebildet, sich ausscheiden. Sind diese Massen geringen Umfanges und wasserarm, so stellen sie die soliden kleinen rundlichen Körnchen dar, aus welchen in den peripherischen Zellen des Endosperms von Cerealien der Kleber, und in vielen anderen Fällen ähnliche stickstoffhaltige Substanz gebildet ist (Klebermehl, Aleuronkörnchen). Es liegen keine Thatsachen vor, welche berechtigten, eine (etwa bläschenartige) Organisation dieser Körnchen anzunehmen. Sind die Massen aber grösser und wasserreicher, so kann unter günstigen Umständen die Substanz derselben zum Theil oder vollständig krystallinisches Gefüge annehmen[1]. Ob die membranähnliche Hülle der Aleuronkrystalle als ein Rest des Protoplasmaballens zu betrachten sei, in welchem die Krystallisation vor sich ging, oder ob als eine Verdichtung des den Krystall umgebenden Protoplasma, steht dahin: wahrscheinlich kommt Beides vor, und aus dem gleichzeitigen Vorkommen beider Verhältnisse würde sich die besondere Hülle jedes einzelnen Krystalls und die gemeinsame Hülle (peripherische Schicht der Substanz des Zellenkerns) der ganzen Krystallgruppe in den Epidermiszellen der Samen von Lathraea squamaria erklären.

§ 42b. Amorphe feste Inhaltskörper.

Es kommen in lebenden Pflanzenzellen endlich noch feste Einschlüsse des Zelleninhalts vor, welche weder bestimmte Formen noch Organisation besitzen. Sie sind von rundlicher oder länglicher Gestalt, etwa wie die Partikel eines amorphen Niederschlags einer unorganischen Verbindung. Sie sind (zum Theil) der Quellung bei Wasseraufnahme und der Schrumpfung bei Wasserverlust fähig (etwa wie arabisches Gummi). Aber keine Beobachtung unterstützt die Unterstellung, dass sie die Fähigkeit des Wachsthums durch Intussusception, der Vermehrung durch Theilung, oder auch nur eine krystallinische Structur besässen. Dahin gehören vor Allem die eben erwähnten Kleberkörnchen; ferner sehr wahrscheinlich noch manche der (in Bezug auf ihre chemische Zusammensetzung zur Zeit noch völlig unbekannten) scharf umgränzten Substanzmassen eigenartiger Lichtbrechung, welche (neben Oeltropfen) körniges Protoplasma trüben.

Harze kommen in lebenden Zellen als durch gerundete Flächen begränzte Massen vor: so in den chlorophyllhaltigen Zellen der Blätter und Stängel der meisten Jungermannieen. Wird das Harz durch Alkohol gelöst, so bleibt eine dünne Hülle aus protoplasmatischer Substanz — ohne Zweifel Niederschlag aus dem Protoplasma der Zelle — übrig. Ebenso, wenn in verwesenden Blättern ein Theil des Harzes verschwindet[2].

Ob in lebenden Zellen noch andere Concretionen sich bilden, als die S. 393 erwähnten Drusen von Krystallen, ist ungewiss. — In Weingeist aufbewahrte Exemplare von Acetabularia mediterranea zeigten geschichtete, kugelige, nicht imbibitionsfähige sondern nur poröse, doppeltbrechende Körper aus einer der

1) Sphäroïdale Massen eyweissreichen Protoplasmas, welche kleine und unvollständig ausgebildete Krystalle umschliessen, sind die Krystalloïde enthaltenden Aleuronkörner Hartig's; — fremdartige Einschlüsse geringen Umfangs, welche nicht selten in Aleuronkrystallen sich finden, nennt derselbe Vrf. Weisskerne (Entw. d. Pflanzenk., p. 116).

2) Gottsche in N. A. A. C. L. XX, p. 1, p. 287; v. Holle, Zellenbläschen der Lebermoose. Heidelb. 1857, p. 4.

Verkohlung fähigen Substanz[1]; — in sofort nach dem Einsammeln getrockneten Exemplaren finde ich sie nicht; sie sind muthmaasslich ebensogut Artefacte, wie die Krystalldrusen aus Inulin, welche in Wurzelstücken von Helianthus tuberosus sich bilden, die lange in Weingeist aufbewahrt wurden. — Die Zellhöhlen des Rindenparenchyms einer Chrysobalanee Westindiens (el cauto) werden durch geschichtete, wie Edelopale schillernde und doppeltbrechende Ablagerungen amorpher Kieselsäure ausgefüllt, die einen Abguss der feinsten Tüpfelkanäle liefern[2]: — die Infiltration des Gewebes erfolgt, wie es scheint, erst nach dessen Tode. — Vor der Entstehung der lamellösen Concretionen aus kohlensaurem Kalk, welche sich in Frucht und Stamm von Cocos nucifera[3], oder deren aus amorpher Kieselsäure (des sogen. Tabaschir), welche sich in den Stängelhöhlen von Bambusa finden, weiss man nichts.

Inulin, Zucker, Gerbsäure, Oele, Kautschuk, Viscin, Guttapercha kommen in lebenden Zellen nur in flüssiger Form (die drei ersteren als wässerige Lösungen) vor.

Der Tropfen von Viscin, wie sie z. B. in den langen Zellen des Rostellum von Neottia ovata, im Fruchtfleisch von Viscum album sich finden, die Kautschuktropfen im Milchsaft der Siphonia elastica, Ficus elastica haben zwar täuschend das Aussehen von Bläschen. Das Verhalten derselben beim Eintrocknen der wässerigen Flüssigkeit, in welcher sie suspendirt sind, zeigt aber deutlich ihre Natur als homogene Tropfen: sie fliessen dann zu glasartigen, nie zelligen Massen zusammen.

In Zellen der grünen Rinde von Salisburia adiantifolia, Ampelopsis hederacea u. a. fand Hartig, bei Untersuchung dünner Schnitte unter Oel, kleine sphärische Massen, welche auf Eisensalze als Tannin reagirten[4]. Es leuchtet nicht ein, warum diese Massen etwas Anderes sein sollen, als Tropfen einer Lösung, die mit dem Saft der lebenden Zelle sich nicht mischt, oder von einer gerbstoffhaltigen Lösung imprägnirte körnige Bildungen.

1) Nägeli in Sitzungsb. Bayer. Akad. 1862, 8. März; p. 206 des Separatabdr.
2) Crüger in Bot. Zeit. 1857, p. 281.
3) Vauquelin in Jahrb. d. Pharmacie, 1826.
4) Bot. Zeit. 1865, p. 55.

Verzeichniss der Pflanzennamen.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

ERSTER BAND.

Zweite Abtheilung.

ALLGEMEINE MORPHOLOGIE DER GEWÄCHSE.

VON

WILH. HOFMEISTER.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.

ALLGEMEINE

MORPHOLOGIE

DER GEWÄCHSE

VON

WILH. HOFMEISTER

O. PROF. DER BOTANIK DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

MIT 134 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

INHALTSVERZEICHNISS.

Allgemeine Morphologie der Gewächse.

§ 1.

Wachsthum; Bevorzugung bestimmter Richtungen desselben.

Jede Pflanze vermehrt ihr Volumen, so lange sie vegetirt; es werden neue Theile ihres Körpers gebildet, ohne dass zu gleicher Zeit und in gleichem Maasse ältere, schon vorhanden gewesene Theile desselben verloren gehen; sie **wächst**. Ist die Volumenzunahme eines Gewächses während der Zeiträume lebhaftester Vegetation, während der reichlichsten Assimilation, der stärksten Vermehrung der festen Masse eines Pflanzenkörpers auch in vielen Fällen eine nur geringe, so ist sie doch in allen Fällen wahrnehmbar. Die Abietineen, Taxineen, Eichen, Buchen und viele andere Bäume und Sträucher entfalten keine neuen Zweige und Blätter während der wärmsten Sommermonate. Ihre Knospen sind geschlossen, während ihre entfalteten Blätter die anorganischen Nährstoffe der Pflanze assimiliren und die assimilirte Substanz als Reservenahrung ablagern. Aber der Baum wächst während dieser Fristen dessen ungeachtet. Innerhalb der Knospenhüllen findet eine geringe Zunahme des Umfangs der angelegten Achsen und Blätter, findet die Anlegung neuer solcher Gebilde statt [1]; Stamm und Zweige des Baumes wachsen in die Dicke; die Thätigkeit des Holz und secundäre Rinde bildenden Cambium ist am lebhaftesten während des scheinbaren Stillstandes der Vegetation, welcher auf die Schliessung der terminalen und lateralen Knospen der im Frühling ausgetriebenen Zweige folgt. Eine Liliacee mit scharf umgränzten Perioden der Ruhe und der Thätigkeit der Vegetation, z. B. eine Hyacinthe, eine Kaiserkrone, bildet keine neuen oberirdischen Theile, und nimmt an Umfang der vorhandenen nicht mehr zu, nachdem ihre Früchte — lange vor der Reife — zur definitiven Grösse anschwollen. Wochenlang stehen dann noch die grünen Blätter in lebhafter Vegetation. Die Volumenzunahme der Pflanze erfolgt während dieser Zeit unterirdisch; die Anlagen der Zwiebeln, welche zur Entfaltung ihrer Herztriebe im nächsten Jahre bestimmt sind, schwellen gewaltig. Die Volumenzunahme ist nicht immer von Zunahme der festen Masse des Gewächses begleitet. Die raschesten Wachsthumsvorgänge, wie das Keimen von Samen, das Austreiben von Sprossen, deren Knospen eine längere Periode der Ruhe durchgemacht haben, vollziehen sich auf Kosten aufgespeicherter Vorrathsnahrung, unter Verlust an

---

1) Die Anlegung der meisten Laubblätter und die der Blüthen der Eichen, Ulmen, Celtis geschieht erst nach Mitte des der Blüthezeit vorausgehenden Sommers, die der Arten von Rubus erst im Spätherbst.

Trockensubstanz des Gewächses, in manchen Fällen selbst unter Verlust an solcher und an Wasser, so dass die wachsende Pflanze während des Wachsens am lebendigen Gewichte einbüsst. Aber jede Zunahme fester Substanz eines Gewächses, jede andauernde Assimilation von Aussen der Pflanze zufliessender Nährstoffe ist, soweit die Erfahrung reicht, mit einer Zunahme des Volumens der Pflanze verbunden.

Eine Abnahme des Gewichts wachsender Pflanzen, ein Verlust der Pflanze eines Theiles des in ihr enthaltenen Wassers, während ihr Umfang zunimmt, zeigen besonders deutlich einige Amaryllideen, deren Heimat lange regenlose Perioden hat. Die Zwiebeln der Sprekelia formosissima Herb. (Amaryllis formosissima L.) treiben aus, auch wenn sie, dicht an einem dauernd geheizten Ofen hängend, in sehr trockner Luft sich befinden. Die Samen von Haemanthus puniceus verlängern die basilaren Theile des Kotyledon, und entwickeln die embryonale Achse und deren erste Blätter zu einer Zwiebel, deren Umfang den des Samens übertrifft, auch wenn sie in sehr trockener Zimmerluft aufbewahrt werden. Der Gewichtsverlust dabei ist sehr beträchtlich. — Aber auch viele andere Sprossen und junge Blätter wachsen ohne Wasseraufnahme, und unter mässigem Gewichtsverlust durch beschränkte Verdunstung zu erheblichen Dimensionen. Eine in trockener Zimmerluft austreibende Zwiebel von Allium Cepa z. B. verringerte vom 18. März bis 15. April ihr Gewicht von 5,85 Gr. auf 4,53 Gr., während das Volumen von 9,8 CubC.M. auf 11 CubC.M., die Länge des längsten Blattes von 21 Mill. auf 205 Mill. wuchs.

Keine Pflanze, kein Pflanzentheil wächst nach allen Richtungen des Raumes mit der gleichen Intensität. Keine Pflanze hat während aller Perioden ihrer Existenz die Form einer Kugel. Selbst die einfachst gebauten einzelligen Algen, deren ausgebildete Individuen eine genau sphärische Gestalt haben, besitzen auf dem frühesten Entwickelungszustande der aus vegetativer Vermehrung, aus der Zellvermehrung durch Scheidewandbildung eines Individuum hervorgegangenen Einzelwesen die Form einer Halbkugel, oder einer Kugelpyramide, oder eines Kugelquadranten. Die planen Flächen, durch welche die junge einzellige Pflanze zum Theil umgränzt ist, runden sich zu doppeltgekrümmten Flächen ab, um der Zelle die Kugelgestalt des mütterlichen Individuum zu geben. Dies geschieht, indem in den Richtungen senkrecht auf den Mittelpunkten der planen Flächen die Pflänzchen rascher an Ausdehnung zunehmen, indem hier die Membran der Aussenfläche des Pflanzenkörpers intensiver wächst, als in allen anderen Richtungen und an allen anderen Stellen. Diese Richtungen des Wachsthums sind b e v o r z u g t. Alle Gewächse nur einigermaassen zusammengesetzten Baues, auch sehr viele einzellige (z. B. die Siphoneen; die chlorophyllhaltigen, wie Vaucheria, Bryopsis, Caulerpa ebenso gut als die chlorophyllosen, wie Saprolegnia, Aphanomyces) zeigen in allen Theilen auf das Augenfälligste die dauernde Förderung e i n e r Richtung des Wachsthums vor allen Uebrigen. Zeitweilig kann die Bevorzugung dieser dauernd begünstigten Wachsthumsrichtung zurücktreten. Das Blatt einer Palme, einer Cycadee, eines Farrnkrauts wächst während seiner Entfaltung ungleich rascher in der Längsrichtung seines Stieles, als der dasselbe tragende Stamm in die Länge wächst. Der Stamm der Isoëten wächst während einer Vegetationsperiode sehr beträchtlich in die Dicke, sehr wenig in die Länge. Aber auf die Dauer überwiegt entschiedenst die zeitweilig zurückgetretene Wachsthumsrichtung.

Das Wachsthum einer Pflanze oder eines der Form nach vom Körper der Pflanze abgegliederten Pflanzentheils in der dauernd begünstigten Richtung der Volumenzunahme ist das L ä n g e n w a c h s t h u m derselben. Die Richtung, in

welcher es erfolgt, ist die Längslinie oder Achse, beziehentlich die Hauptachse oder primäre Achse der Pflanze oder des Pflanzentheils. Der Endpunkt der Achse, an welchem das Wachsthum fortschreitet, ist ihr Scheitel. Das Wachsthum in sämmtlichen auf der Achse senkrechten und zu ihr geneigten Richtungen ist das transversale Wachsthum oder Dickenwachsthum im weiteren Sinne, welches sich aus der Zunahme des Volumens in radialer und tangentaler Richtung zusammensetzt. Erfolgt das transversale Wachsthum in einer der radialen Richtungen mit grösster, und in einer zu dieser verticalen Richtung mit geringster Intensität, so wird jenes als Breitenwachsthum, dieses als Dickenwachsthum im engeren Sinne bezeichnet. Die Verhältnisse der drei Componenten der Volumenzunahme zu einander bestimmen die Form des wachsenden Pflanzentheils. Er wird z. B. zum Rotationskörper, wenn das Dickenwachsthum innerhalb jeder zur Achse senkrechten Durchschnittsebene in allen Richtungen gleichmässig ist; zum Paraboloïd oder Kegel, wenn dieses Dickenwachsthum in der Richtung des fortschreitenden Längenwachsthums allmälig abnimmt. Ein Vorwiegen des transversalen Wachsthums nach zwei entgegengesetzten Richtungen macht den Pflanzentheil zweischneidig, platt, blattförmig; eine Förderung desselben nach mehreren divergenten Richtungen macht ihn polygonal.

Die Verhältnisse der Intensität des Dicken- oder Breitenwachsthums zu der des Längenwachsthums eines in der Entwickelung begriffenen Pflanzentheils ändern sich häufig im Laufe der Entwickelung. Das Dickenwachsthum oder Breitenwachsthum ist sehr oft auf frühen Entwickelungsstufen im Verhältnisse zum Längenwachsthume weit intensiver, als auf späteren. Ein Stängel, dessen jüngstes Endstück die Gestalt eines Paraboloïds hat, geht in seinen älteren Theilen in die eines Kegels, weiterhin eines Cylinders über, z. B. bei Laubmoosen, Gräsern, Equiseten. Ein Blatt, dessen Fläche im jüngsten Zustande von dreieckigem Umrisse ist, wird bei weiterer Entwickelung linear, bandförmig, z. B. der obere Theil der Blätter der meisten Gräser. Geht diese zeitige Begünstigung des transversalen Wachsthums bis zum Ueberwiegen desselben über das longitudinale Wachsthum, und äussert sich jenes in zur Achse einwärts (in gegen den Scheitel der Achse spitzen Winkeln) geneigten Richtungen, so erheben sich die Theile der Oberfläche des wachsenden Gebildes, welche dem Achsenscheitel desselben seitlich angränzen, über diesen Scheitel. Ein platter Pflanzentheil erhält eine Einbuchtung des vorzugsweise wachsenden Randes (des Vorderrandes); ein Pflanzentheil, dessen Querschnitt keine beträchtliche Differenz der verschiedenen Durchmesser darbietet, eine Einsenkung des vorzugsweise wachsenden Endes (des Vorderendes). Den Grund der Einbuchtung oder Einsenkung nimmt der Scheitel der Pflanze oder des Pflanzentheils ein. Beispiele solcher Bildungen sind für einzellige Pflanzentheile die von einer zu Anfang aufwärts gerichteten, schirmförmigen Ausbreitung umgebene Spitze des Stammes der einzelligen Alge Acetabularia [1]; für Pflanzen, welche bei der Anlegung der Einbuchtung aus einer einfachen Zellschicht gebildet sind, die Prothallien von Farrnen, insbesondere die sich verzweigenden der Ceratopteris und verwandter Formen (§. 6); für aus zwei oder mehr Zellschichten bestehende flache Pflanzentheile die Stängel der Marchantieen und Riccieen; für massige, säulenförmige Pflanzentheile

---

1) Vergl. Nägeli, Algensysteme. Taf. 3. Fig. 1 ff., und besonders Woronin in Ann. sc. nat. 4. Ser. 16, Taf. 5. 7.

Ein vom Pflanzenkörper abgegliederter Theil, der im Zustande eines Vegetationspunktes befindlich ein Stängelgebilde aus sich hervorsprossen lässt, kann nicht ein Blattgebilde, sondern muss selbst ein Stängelgebilde sein. Dieser Satz findet Anwendung auf die blattähnlich gestalteten Theile mancher Blüthenpflanzen, welche die Blüthen tragen. Blüthen sind an den Enden von Stängeln stehende, der geschlechtlichen Fortpflanzung dienende Blattgebilde; selten Einzelblätter (wie z. B. bei Arum), meist eine Zusammenordnung von Blättern, der Art gruppirt, dass bei Vorhandensein der beiderlei Fortpflanzungsorgane, der Frucht- und der Staubblätter, in einer und derselben Blüthe die Fruchtblätter das Centrum derselben einnehmen. Der Pflanzentheil, welchem die Blattgebilde der Blüthe eingefügt sind, ist unter allen Umständen eine Achse. Das Gebilde, welchem die Blüthen aufsitzen, ist somit ebenfalls ein Stängel, möge seine Form und seine Beschaffenheit sein, welche sie wollen.

Einige Beispiele: Die Achse, welche die Blüthen trägt, ist von auffallend blattähnlicher Beschaffenheit bei den Arten der Gattung Xylophylla. Die Blüthen werden in der frühesten Jugend des, zu dieser Zeit auf den Querschnitt noch elliptischen, platten Zweiges, je eine oberhalb der Mittellinie eines kleinen, dreieckigen, sehr zeitig vertrocknenden Blattes angelegt. — Die Blüthenstände von Ruscus Hypoglossum und R. aculeatus sind blattähnlichen, in den Achseln kleiner trockenhäutiger Blätter stehenden Zweigen eingefügt, jeder durch ein Blatt gestützt, welches bei R. Hypoglossum von jenem blattartigen Zweige nur durch geringere Grösse abweicht. Bei Ruscus racemosus tragen die ähnlich gestalteten platten Zweige keine weiteren Auszweigungen [1]). Blattähnlich gestaltet sind die Enden der Seitenachsen niederer, und die Achsen höchster Ordnung bei Phyllocladus. Zwischen ihnen und den, als Inflorescenzen endigenden Zweigen besteht völlige Uebereinstimmung in Bezug auf die Stellung, und finden sich allmälige Uebergänge der Form. — Die Inflorescenz der Aroïdee Spadicarpa platyspatha besteht aus einem blattartig gestalteten Gebilde, an dessen Oberseite die Blüthen der dicken Mittelrippe aufsitzen. Diese Rippe ist die, dem Hüllblatte angewachsene Inflorescenzachse. Dieffenbachia Seguina, Arum ternatum, Ambrosinia Bassii und Pistia Stratiotes bieten Uebergänge: die Inflorescenzachse ist mit ihrem unteren Theile ans Hüllblatt angewachsen, im oberen frei.

Blätter haben eine kürzere Lebensdauer, als die Stängel, aus denen sie hervorsprossten. Dafür leben sie rascher. Sie erreichen früher den Zustand des Ausgewachsenseins, als das zugehörige Glied des Stängels, als der Theil des Stängels zwischen ihnen und dem nächst tieferen Blatte. Diese Erscheinung ist allgemein; die Blätter erlangen einen hohen Grad der Ausbildung vor dem Beginn der Streckung der sie tragenden Stängelglieder; fast alle erreichen ihr volles Volumen nach allen Richtungen, die innerhalb der Ebenen ihrer Flächen liegen, vor der Beendigung jener Streckung. So z. B. Robinia, Fagus, Hypnum, Sphagnum, ich nenne zunächst Beispiele, die nicht zu den extremen Fällen gehören. Solche sind u. A.

1) Die platten Zweige von Ruscus werden von mehreren Autoren als Blätter der Seitenachsen aufgefasst, welche an die sie tragende Achse bis zur Blattmitte angewachsen seien (Koch, Synopsis, ed. II, 815). Diese Anschauung würde voraussetzen, dass die ersten Blätter der Seitenachsen von R. aculeatus und Hypoglossum, aller Analogie mit andern Monokotyledonen zuwider, genau über dem Stützblatt stehen (R. Hypophyllum scheint, nach Herbarienexemplaren — lebende stehen mir nicht zu Gebote — an der Basis des platten Zweiges, nach der Hauptachse hin, ein rudimentäres erstes Blatt zu bilden). Sie ist für Ruscus racemosus über die Maassen künstlich. Dass endlich die Entwickelungsgeschichte ihr widerspricht, ist zwar aus den Mittheilungen Schacht's über diesen Gegenstand (Flora 1853, 457) nicht mit Sicherheit zu entnehmen, wird aber aus einer demnächst erscheinenden Untersuchung Askenasy's erhellen.

bilden sich Sprossungen, Auszweigungen des Pflanzenkörpers [1]). Aus der Oberfläche des Pflanzenkörpers wachsen neue Theile, neue Gebilde [2]) hervor.

Die grosse Mehrzahl der Pflanzen, welche regelmässig Sprossungen in neuen Wachsthumsrichtungen entwickeln, differenziren ihre Körpersubstanz in Vegetationspunkte und Dauergewebe (S 128) und zeigen ein Wandern der primären und secundären Vegetationspunkte [3]) in bestimmten Richtungen. Die Orte der intensivsten Zunahme des Volumens sind in stetem Vorrücken begriffen; sie nehmen z. B. die apicale Region der wachsenden Gebilde ein; mehr oder weniger weit von der Spitze rückwärts reichend und nicht immer an der Spitze selbst das intensivste Wachsthum zeigend. An allen solchen Gewächsen kann, zunächst an der primären Achse, und auf diese bezogen an allen übrigen Sprossungen, vorderes und hinteres Ende, Spitze und Basis mit Leichtigkeit unterschieden werden. Die Linie von der Mitte der Basis zur Mitte der Spitze eines Pflanzentheils ist dessen Längslinie.

Die neue Richtungen einschlagenden Sprossungen sind an der nämlichen Pflanze meistens von verschiedener Art; sie sind ungleicher Dignität, verschiedenen Ranges. In erster Reihe und am Allgemeinsten treten Sprossungen auf, welche die Entwickelung der primären Achse im Wesentlichen wiederholen. Sie sind dieser ähnlich in der Art des Wachsthums, in der relativ langen Dauer der Entwickelungsfähigkeit; und in den Fällen, in welchen der primären Achse seitliche Sprossungen noch anderer, geringerer Dignität (Blätter, Haare) zukommen, ähneln sie ihr durch den Besitz der Fähigkeit, ebenfalls Blätter und Haare hervorzubringen [4]). Solche Sprossungen können unterhalb des wachsenden Vorderendes einer gegebenen Achse auftreten, und sind dann seitliche; oder sie können in Zwei- oder Mehrzahl auf und aus der Scheitelgegend derselben sich entwickeln, so dass die bisher eingehaltene Entwickelungsrichtung aufgegeben wird und eine ächte Gabelung, eine Dichotomie, Trichotomie u. s. w. des Achsen-

1) Ich brauche die Ausdrücke »Sprossung« und »Auszweigung« für jeden aus der Oberfläche des bereits vorhandenen Pflanzenkörpers neu hervorwachsenden Theil; im Gegensatze zu der Bedeutung des Wortes »Spross« als eines in einer und derselben Richtung entwickelten Stängelgebildes sammt den aus ihm hervorgewachsenen appendiculären Bildungen; oder der Bedeutung des Wortes »Zweig« als einer Nebenachse höherer Ordnung. Die Berechtigung zu der verschiedenartigen Anwendung der durch die Endsylbe verschiedenen Worte nehme ich aus dem Gebrauche unserer Sprache, welche mit Bezeichnungen wie z. B. Heilung und Heil, Steigung und Steig, in den ersteren Fällen weit generellere Begriffe verbindet, als in den zweiten.

2) Es wurden bisher in der botanischen Literatur gemeinhin sowohl solche Theile des Pflanzenkörpers als Organe bezeichnet, welche eine von den übrigen Theilen desselben abgegliederte Form besitzen, als auch solche, welche bestimmte, eigenartige Verrichtungen vollziehen. Letztere auch dann, wenn sie nur deutlich umgränzte Stellen eines besonders gestalteten Theiles sind; so z. B. die Honigseim ausscheidenden Stellen der Vorderflächen der Perigonialblätterbasen von Fritillaria imperialis. Ich erachte das erstere Verfahren, den Gebrauch solcher Ausdrücke wie Achsenorgan, Blattorgan für unzweckmässig, und ziehe vor, statt dessen Achsengebilde, Blattgebilde zu sagen. — 3) Vergl. S. 129.

4) Es giebt primäre Achsen, welche — bei überhaupt sehr begränzter Entwickelungsfähigkeit — der Blatt- und Haarbildung entbehren: diejenigen der Embryonen von Gefässkryptogamen. Die einzige seitliche Sprossung einer solchen primären embryonalen Achse wird zur ersten blättertragenden, zur relativen Hauptachse der Pflanze. Ferner die Vorkeime der Laubmoose, an denen die blättertragenden Achsen stets als seitliche Sprossungen entstehen, und die der Characeen, von denen das Gleiche gilt (vgl. Pringsheim in dessen Jahrb. 3, 303).

endes entsteht. — Solche Sprossungen, die seitlichen sowohl als auch die gabeligen, sind Achsen späterer Ordnung (in Bezug auf die primäre Achse als Achse 1. Ordnung, Achsen 2. Ordnung); Nebenachsen, Seitenachsen[1]). Sie sind gemeinhin der weiteren und wiederholten Auszweigung in der nämlichen Weise, und somit der Hervorbringung von Nebenachsen weiterer Ordnungen fähig. Wird die Hauptachse (Achse 1. Ordnung) als Stamm bezeichnet, so sind die Achsen 2. Ordnung dessen Aeste, die der 3. und folgenden Ordnungen Zweige. — Die Bezeichnungen: Achsengebilde, Stammgebilde, Stängelgebilde werden gleichbedeutend gebraucht.

An den Achsengebilden, an Hauptachsen sowohl als an Nebenachsen, treten bei den meisten Pflanzen seitliche Sprossungen relativ begrenzteren Wachsthums, meist auch abweichender Gestalt und kürzerer Lebensdauer auf: Blattgebilde. Sie sprossen stets erheblich unterhalb der Spitze des Achsengebildes über die Aussenfläche desselben hervor. Sie selbst sind seitlicher Auszweigung fähig; selbst wiederholter solcher Auszweigung. Diese Sprossungen der Blattgebilde liegen meistens, doch keineswegs immer, in einer und derselben Ebene.

Endlich finden sich in weiter Verbreitung Sprossungen noch späterer Entstehung, noch begränzteren Wachsthums und noch einfacheren Baues, welche sowohl an Stängel- als an Blattgebilden vorkommen: Haargebilde. Auch sie können seitliche Auszweigungen, Sprossungen höherer Ordnung bilden. Blattgebilde und Haargebilde sind der Natur ihrer Entstehung nach stets seitliche, appendiculäre Bildungen; die Blätter solche ersten, die Haargebilde solche zweiten Grades.

Die Unterschiede der dreierlei Sprossungen: Stängel, Blätter und Haare, sind relative. Die Entscheidung der Frage, ob ein gegebener Pflanzentheil zu einer dieser drei Classen gehöre, wird vor Allem bedingt durch den Reichthum der Ausstattung der betreffenden Pflanzenform mit Sprossungen verschiedener Dignität. Hat eine Pflanzenart nur einerlei seitliche Sprossungen, so müssen dieselben als Nebenachsen aufgefasst werden. So sind z. B. die Auszweigungen zweiter und höherer Ordnung des einzelligen Pflanzenkörpers einer Vaucheria, des aus Zellenreihen bestehenden Körpers einer Cladophora sammt und sonders als Zweige zu betrachten. Die seitlichen Sprossungen von eng begränzter Entwickelungsfähigkeit der Arten von Bryopsis und von Caulerpa, neben denen auch Auszweigungen der Hauptachse (Zweige) vorkommen, deren Entwickelungsfähigkeit minder begränzt ist, und die gleich der Hauptachse begränzte Sprossungen jener Art hervorbringen, müssen als Blätter gelten. Bei reicher Ausstattung einer Pflanzenform mit seitlichen Sprossungen sehr verschiedener Gestalt müssen die Fingerzeige benutzt werden, welche die Entwickelungsgeschichte, und welche die Analogieen mit ähnlichen Arten darbieten.

Die Ermittelung des Verhältnisses der Entwickelungsfähigkeit differenter Sprossungen einer Pflanze zu einander hat vielfach praktische Schwierigkeiten. Solche Schwierigkeiten sind vor Allem darin begründet, dass ganz in der Regel Sprossungen niederer Dignität innerhalb kurzer Zeitabschnitte ein weit lebhafteres Wachsthum besitzen, als die Sprossungen höherer Dignität

1) Ein Ausdruck, welcher auch für ächte Gabelzweige zulässig ist; denn wenn diese auch auf dem Gipfel der Achse früherer Ordnung entstehen, so sind doch ihre Richtungen seitlich divergirend von der Richtung jener.

aus denen sie entspringen. Im Allgemeinen eilt das Wachsthum jener auf den fruheren Entwickelungsstufen demjenigen dieser beträchtlich voraus (S. 414). Die lange — oft relativ unbegränzte — Dauer und die in längeren Zeitabschnitten absolut beträchtlichere Volumenzunahme der Gebilde höheren Ranges kann nur durch lange, unter Umständen viele Jahre hindurch fortgesetzte Beobachtung ermittelt werden. Das Maass der Längenentwickelung der Blätter vieler Farrnkräuter übertrifft oft Jahrzehende lang dasjenige des Stammes, welcher von hinten her abstirbt und verwest, während er an der Spitze stetig sich verlängert (extreme Beispiele: die windenden Blätter von Lygodium scandens, die Blätter der Arten von Angiopteris, unter den Einheimischen die von Aspidium filix mas). Die Enden der Blätter von Gleichenien und Mertensien [1]) beendigen ihre, von Pausen der Ruhe unterbrochene Längsentwickelung erst nach mehreren Vegetationsperioden; einige Mertensien (M. dichotoma z. B.) bewurzeln dabei die auf dem Boden liegenden Blätter reichlich [2]). Die Blätter von Guarea trichilioïdes wachsen beim Eintritt der zweiten Vegetationsperiode an der Spitze ein Stück weiter [3]). — Andererseits ist das Wachsthum vieler Seitenachsen eng begränzt und dabei sind sie den Blättern der meisten Gewächse ähnlich gestaltet; so z. B. bei Asparagus, Ruscus, Xylophylla Phyllanthus, Phyllocladus.

Die Erfahrung hat bisher ausnahmslos gelehrt, dass in allen solchen, im Moment der unmittelbaren Beobachtung zweifelhaften Fällen die mikroskopische Untersuchung der in Entfaltung begriffenen Extremitäten der Sprossen in der Aufeinanderfolge der Entstehung der Gebilde verschiedenen Ranges ein sicheres Mittel zur Bestimmung dieses Ranges gewährt.

Die am terminalen Vegetationspunkte einer Achse über die Aussenfläche des Achsenendes hervortretenden Sprossungen: Nebenachsen, Blatt- und Haargebilde, ordnen sich in Bezu gauf Zeit und Ort ihres Sichtbarwerdens ihrem Range entsprechend. Neue Nebenachsen erheben sich aus der Fläche des Vegetationspunktes früher, dem Scheitel desselben näher, als die jüngsten Anlagen von Blättern. Die weitere Entwickelung der jüngsten Blätter eilt gemeinhin derjenigen der mit ihnen auf gleicher Höhe stehenden Seitenachsen beträchtlich voraus. Die Anlagen der Seitenachsen können lange Zeit in einem ruhenden Zustande, als sehr wenig hervorragende Prominenzen der Hauptachse, als sehr niedrige Hügel aus gleichartigem Zellgewebe verharren. Aber nirgends ist es gelungen, das Hervorsprossen einer Seitenachse u n t e r h a l b bereits angelegter Blätter einer Hauptachse zu beobachten [4]). Die zeitigst auftretenden Haargebilde sprossen aus der Achse erst nach dem Hervorwachsen und unterhalb der Einfügungsstellen der jüngsten Blattanlagen hervor. Da die Ursprungsstelle des jeweilig jüngsten Blattes stets tiefer liegt, als der Ort, an welchem eine jüngste Nebenachse über den Umfang des Achsenendes heraustritt, so kann jede in der Region des Vegetationspunktes erfolgte Anlegung seitlicher Achsen als eine T h e i l u n g der nackten, die jüngsten Blattanlagen überragenden Spitze des Stängels

---

1) A. Braun, Verjüngung, p. 123. — 2) Kaulfuss, Wesen der Farrnkr. p. 36. — 3) Abbild. bei Schacht, Beitr. z. Anat. Berlin 1854, p. 23.

4) Pflanzen, welche für die Prüfung dieses Verhältnisses besonders sich eignen, sind Casuarina, Dianthus, Orchis Morio, Salix und ganz besonders die Inflorescenzen von Triticeen und manchen Papilionaceen. An der Hauptachse der Inflorescenz von Secale cereale, Elymus arenarius erkennt man (im März vor der Blüthe) mit grösster Sicherheit, dass die Achsen 2. Ordnung des Blüthenstandes f r ü h e r über die Aussenfläche der Hauptachse desselben hervortreten, als ihre, rudimentär bleibenden aber auf frühen Entwickelungsstufen deutlich vorhandenen Stützblätter. Ebenso zu Ende März und Anfang April an der Inflorescenz von Amorpha fruticosa. Die halbkugeligen Anfänge der seitlichen Achsen der Traube sind früher sichtbar, als der spitzlichen Stützblätter.

aufgefasst werden [1]. Gabelige Theilung eines Achsenendes und die Anlegung lateraler Nebenachsen fallen damit unter den gleichen Gesichtspunkt: sie sind nur quantitativ verschieden. Tritt eine neue Wachsthumsrichtung in der unmittelbarsten Nähe des Scheitelpunktes einer gegebenen Achse ein, so kann durch rasches Dickenwachsthum der neuen Sprossung der wachsende Scheitel der Achse zur Seite, aus der bisherigen Richtung heraus gedrängt werden. Die Richtung der Fortentwickelung desselben wird dann ebenso gut von der ursprünglichen Richtung der Achse divergiren, als diejenige der lateral angelegten Achse, und die Verzweigung wird eine Gabelung des Endes der primären Achse darstellen. — Umgekehrt kann, nachdem das Ende einer wachsenden Achse in zwei genau gleichwerthige Gabelzweige auseinander getreten ist, die stärkere Entwickelung des einen den anderen zur Seite schieben. Dann wird jener als directe Fortsetzung der Hauptachse, dieser als Seitenachse sich darstellen.

Die oben ausgesprochene Regel hat sich bis jetzt als ausnahmslos gültig erwiesen. Jede Untersuchung wachsender Achsenenden, an denen Haarbildungen neben Blattbildungen sich finden, erwies aufs Neue ihre Gültigkeit. In anschaulichster Weise stellt das angegebene Verhältniss an den Stammenden derjenigen Farrnkräuter sich dar, welche dreizählig-schraubenlinige Blattstellung und wenig entwickelte Stängelglieder besitzen, wie Aspidium filix mas, Asp. spinulosum (vgl. die Abbild S. 180). Das dem Stammscheitel nächste Haar, in der Figur das oben stehende, ist von diesem weiter entfernt, als die innere Gränze der Blattanlage B^2. Weitere Beispiele: bei Laub- und Lebermoosen (Polytrichum formosum, Catharinea undulata, Plagiochila asplenioïdes) treten die neu hervorsprossenden Haare erst unterhalb derjenigen Stellen aus der wachsenden Stängelspitze hervor, an denen die jüngsten Blätter über deren Aussenfläche sich erheben [3]. Utricularia vulgaris trägt auf Stängel und Blättern zahlreiche kurze Haare mit kopfförmigen Enden. Auf den jüngsten Blättern und den flach kegelförmigen Stängelscheiteln kommen deren keine vor. Und so bei allen reich behaarten Gefässpflanzen, die darauf untersucht wurden.

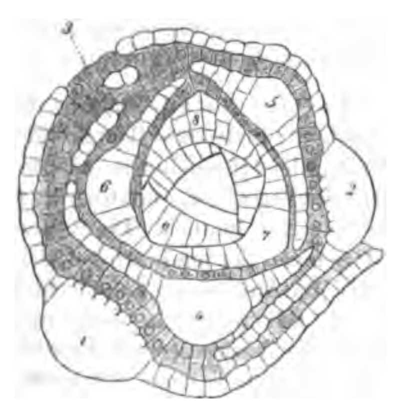


Fig. 59.

Das Verhältniss der ächten Gabelung einer Achsenspitze zur Bildung von Seitensprossen lässt sich an den, typisch sich gabelig verzweigenden flachen Stängeln der Jungermannien

Fig. 59. Scheitelansicht des Vegetationspunktes eines Stammes von Catharinea undulata Die Blätter sind sämmtlich dicht über der Basis durchschnitten, und mit Ausnahme der 2 jüngsten, durch Ziffern, ihrer Entstehungsfolge entsprechend, bezeichnet. Die jüngsten Haare, durch Kreise angedeutet, treten erst unterhalb der Blätter 7 und 8 auf.

1) Der Begründer dieser Anschauung ist Pringsheim, Bot. Zeit. 1853, p. 609: »Aus einer »Anzahl eigener Untersuchungen . . . . geht mir ganz bestimmt hervor, dass die seitlichen »Knospen bereits vorhanden sind, bevor noch das nächsthöhere Blatt, welches unmittelbar auf »ihr Stützblatt folgt, angelegt ist. . . . Es möchte die durch Entwickelung und Ausbildung von »Axillarknospen bedingte Verzweigung in vielen, vielleicht in allen Fällen auf eine fortgesetzte »Theilung der Achsenspitze zurückzuführen sein. . . . Wo eine solche Zweitheilung eintritt, »erfolgt nicht immer eine gleichmässige Ausbildung der getrennten Hälften. In der grösseren »Zahl der Fälle tritt eine vorwiegende Ausbildung der einen ein.«

2) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. Wiss. 5, p. 646. — 3) Derselbe in Pringsheims Jahrb 3, Taf. 8, Fig. 2, 3, 7.

Metzgeria furcata deshalb mit besonderer Sicherheit ermitteln, weil hier, in dem übersichtlichen Zellennetze, die Stellung der jüngst entstandenen Scheidewände an den Orten lebhafter Zellvermehrung die Richtung des vorausgegangenen intensivsten Wachsthums leicht erkennen lässt (S. 129). Treten unmittelbar am Scheitelpunkte des Stängels, der von einer einzigen dreiseitig-tafelförmigen Zelle eingenommen wird, zwei von der bisherigen Längslinie des Stängels und von einander divergirende neue Wachsthumsrichtungen gleicher Intensität auf, so wird die Scheitelzelle durch eine Längswand halbirt, welche die Längslinie des Stängels in sich aufnimmt[1]). Ist die Intensität einer der beiden Wachsthumsrichtungen geringer, welche in der von der Scheitelzelle selbst eingenommenen apicalsten Region des Stängels auftreten, so wird die Scheitelzelle durch eine Schrägwand getheilt, welche — wie bei dem gewöhnlichen Fortwachsen des Stängels (S. 130) — eine vierseitige Gliederzelle als Anfangszelle des schwächer sich entwickelnden Zweigs von der dreiseitigen Anfangszelle des stärkeren abscheidet. In der vierseitigen Zelle beginnt dann mit der Bildung einer, die eine Seitenwand schneidende Schrägenwand, die selbständige Zellvermehrung des schwächeren Sprosses; aus der fast genau apicalen dreiseitigen Zelle bildet sich der stärkere Spross. Tritt eine neue Wachsthumsrichtung einige Zellen weit unterhalb des Scheitels auf, so wird eine der vierseitigen Randzellen zur Anfangszelle eines neuen Seitensprosses[2]); und wenn sich (ein Ausnahmefall) in rascher Aufeinanderfolge jederseits unter dem Stängelende eine solche seitliche Auszweigung bildet, dann kommt es zur Trichotomie; bei baldigem Verkümmern des Endes der Hauptachse zur unächten Dichotomie, deren beide zur Entwickelung gelangenden Aeste aus Randzellen des Stängels entspringen, welche von dessen Scheitelpuncte ziemlich weit entfernt sind[3]). — Aehnliche Verhältnisse bieten die Stängel der Selaginellen mit vierzeiliger Blattstellung. Bei S. hortensis treten in der Regel bei Bildung neuer Zweige dicht am Scheitelpunct des Stängelendes zwei neue, seitlich spreizende, Wachsthumsrichtungen von gleicher Intensität auf. Die zweiflächig zugeschärfte Scheitelzelle des Stängelendes wird zunächst durch eine Längswand getheilt. Dann verbreitert sich das Stängelende, während welchen Wachsthumes die dasselbe krönenden Zellen wiederholt durch, jener Wand parallele, Längswände sich theilen. Der Stängelscheitel wird zu einer Querreihe von Zellen; sein Umriss breit spatelförmig. Aus den stumpfen Ecken erheben sich die neuen Sprossungen; in den dreieckigen Zellen von Form eines aus dem Scheitel eines Paraboloïds geschnittenen Keils, die diese Ecken einnehmen, tritt die Reihe von Theilungen durch wechselnd nach rechts und links geneigte Wände ein, durch welche die Zellvermehrung wachsender Stängelenden von Selaginellen eingeleitet wird; und noch geraume Zeit wachsen die beidenneuen Gabelzweige mit völlig gleicher Intensität, so dass das nackte, die jüngsten Blätter überagende Stängelende eine zweilappige Form erhält[4]). Erst weiterhin wächst der eine Gabelzweig stärker, als der andere, und drängt diesen zur Seite. Der stärker sich entwickelnde Ast ist bei fortgesetzter Auszweigung eines gegebenen Sprosses abwechselnd der nach rechts und der nach links gerichtete. Bei anderen Selaginellen, z. B. bei S. stolonifera, Martensii, tritt die Förderung der Entwickelung des einen Gabelzweigs weit früher hervor. — In der grossen Mehrzahl der Fälle ist bei der Anlegung neuer Achsen am nackten Stängelende die Tendenz des Stängels zum Fortwachsen in der bisher eingehaltenen Richtung so ganz überwiegend, dass vom ersten Moment an nur eine neue Wachsthumsrichtung hervortritt, während der Stängelscheitel in der ursprünglichen Richtung kräftig fortwächst. Der Zweig erscheint von seinem ersten Auftreten an als seitliche Bildung; wo er auf eine Anfangszelle zurückgeführt werden kann, wie bei Laubmoosen, da liegt diese weit seitab von der Längslinie der Hauptachse[5]).

---

1) Hofmeister, vgl. Unters. Taf. 4. Fig. 8; N. C. Müller (Wiesb.) in Pringsheims Jahrb. 5, Taf. 32, Fig. 31. — 2) Kny, in Pringsh. Jahrb. 4, p. 67, Taf. 5, Fig. 6, 8.

3) Kny a. a. O. Taf. 5, Fig. 2. Der Verfasser giebt seinen Beobachtungen eine andere Deutung; ich halte die Richtigkeit der oben ausgesprochenen für selbstverständlich.

4) Hofmeister, vgl. Unters. 116, Taf. 23, Fig. 4—11.

5) Vergl. Hofmeister, in Pringsh. Jahrb. 3, 271, Taf. 8. Fig. 13.

Ein vom Pflanzenkörper abgegliederter Theil, der im Zustande eines Vegetationspunktes befindlich ein Stängelgebilde aus sich hervorsprossen lässt, kann nicht ein Blattgebilde, sondern muss selbst ein Stängelgebilde sein. Dieser Satz findet Anwendung auf die blattähnlich gestalteten Theile mancher Blüthenpflanzen, welche die Blüthen tragen. Blüthen sind an den Enden von Stängeln stehende, der geschlechtlichen Fortpflanzung dienende Blattgebilde; selten Einzelblätter (wie z. B. bei Arum), meist eine Zusammenordnung von Blättern, der Art gruppirt, dass bei Vorhandensein der beiderlei Fortpflanzungsorgane, der Frucht- und der Staubblätter, in einer und derselben Blüthe die Fruchtblätter das Centrum derselben einnehmen. Der Pflanzentheil, welchem die Blattgebilde der Blüthe eingefügt sind, ist unter allen Umständen eine Achse. Das Gebilde, welchem die Blüthen aufsitzen, ist somit ebenfalls ein Stängel, möge seine Form und seine Beschaffenheit sein, welche sie wollen.

Einige Beispiele: Die Achse, welche die Blüthen trägt, ist von auffallend blattähnlicher Beschaffenheit bei den Arten der Gattung Xylophylla. Die Blüthen werden in der frühesten Jugend des, zu dieser Zeit auf den Querschnitt noch elliptischen, platten Zweiges, je eine oberhalb der Mittellinie eines kleinen, dreieckigen, sehr zeitig vertrocknenden Blattes angelegt. — Die Blüthenstände von Ruscus Hypoglossum und R. aculeatus sind blattähnlichen, in den Achseln kleiner trockenhäutiger Blätter stehenden Zweigen eingefügt, jeder durch ein Blatt gestützt, welches bei R. Hypoglossum von jenem blattartigen Zweige nur durch geringere Grösse abweicht. Bei Ruscus racemosus tragen die ähnlich gestalteten platten Zweige keine weiteren Auszweigungen[1]. Blattähnlich gestaltet sind die Enden der Seitenachsen niederer und die Achsen höchster Ordnung bei Phyllocladus. Zwischen ihnen und den, als Inflorescenzen endigenden Zweigen besteht völlige Uebereinstimmung in Bezug auf die Stellung, und finden sich allmälige Uebergänge der Form. — Die Inflorescenz der Aroïdee Spadicarpa platyspatha besteht aus einem blattartig gestalteten Gebilde, an dessen Oberseite die Blüthen der dicken Mittelrippe aufsitzen. Diese Rippe ist die, dem Hüllblatte angewachsene Inflorescenzachse. Dieffenbachia Seguina, Arum ternatum, Ambrosinia Bassii und Pistia Stratiotes bieten Uebergänge die Inflorescenzachse ist mit ihrem unteren Theile ans Hüllblatt angewachsen, im oberen frei.

Blätter haben eine kürzere Lebensdauer, als die Stängel, aus denen sie hervorsprossten. Dafür leben sie rascher. Sie erreichen früher den Zustand des Ausgewachsenseins, als das zugehörige Glied des Stängels, als der Theil des Stängels zwischen ihnen und dem nächst tieferen Blatte. Diese Erscheinung ist allgemein; die Blätter erlangen einen hohen Grad der Ausbildung vor dem Beginn der Streckung der sie tragenden Stängelglieder; fast alle erreichen ihr volles Volumen nach allen Richtungen, die innerhalb der Ebenen ihrer Flächen liegen, vor der Beendigung jener Streckung. So z. B. Robinia, Fagus, Hypnum, Sphagnum, ich nenne zunächst Beispiele, die nicht zu den extremen Fällen gehören. Solche sind u. A.

1) Die platten Zweige von Ruscus werden von mehreren Autoren als Blätter der Seitenachsen aufgefasst, welche an die sie tragende Achse bis zur Blattmitte angewachsen seien (Koch, Synopsis, ed. II, 815). Diese Anschauung würde voraussetzen, dass die ersten Blätter der Seitenachsen von R. aculeatus und Hypoglossum, aller Analogie mit andern Monokotyledonen zuwider, genau über dem Stützblatt stehen (R. Hypophyllum scheint, nach Herbarienexemplaren — lebende stehen mir nicht zu Gebote — an der Basis des platten Zweiges, nach der Hauptachse hin, ein rudimentäres erstes Blatt zu bilden). Sie ist für Ruscus racemosus über die Maassen künstlich. Dass endlich die Entwickelungsgeschichte ihr widerspricht, ist zwar aus den Mittheilungen Schacht's über diesen Gegenstand (Flora 1853, 457) nicht mit Sicherheit zu entnehmen, wird aber aus einer demnächst erscheinenden Untersuchung Askenasy's erhellen.

Dracaena, Polytrichum, Pinus, Juniperus, Thuja [1]. In nur wenigen Fällen endet das Längenwachsthum des tragenden Stängelglieds vor dem des zugehörigen Blatts, z. B. bei Guarea trichilioïdes, Jamesonia, Mertensia, in geringerem Grade vielleicht auch bei noch manchen anderen Farrnkräutern. Aber auch bei diesen Pflanzen ist die Ausbildung der Hauptmasse des Blatts vor der des Stängelglieds vollständig zu Ende. Und viele Farrnkräuter, selbst baumartige, zeigen deutlich eine letzte Streckung der Stängelglieder nach dem Abfallen oder dem Verdorren der zugehörigen Blätter [2]. Auch das Dickenwachsthum langlebiger Blätter, welches auf der Thätigkeit eines Cambium beruht (wie z. B. bei Cycas, Carica das der Blattstiele) ist in der Jugend des Blattes intensiv, offenbar intensiver als das des Stammes; später gering.

Die Haargebilde verhalten sich zu den Theilen, auf welchen sie stehen, ähnlich wie die Blätter zu den Stängeln. Die Spreuschuppen auf den Blättern und den entsprechenden Stängelgliedern der Farrnkräuter erlangen ihre volle Ausbildung vor der Entfaltung der eingerollten Blattspreite und vor der letzten Streckung des oberen Theils des Blattstiels. Dafür vertrocknen sie während dieser Entfaltung, und fallen von der Spreite und vom grösseren Theile des Blattstiels ab. Die Haare, welche die Blätter der Fagus sylvatica in der Knospe dicht bedecken, auf denen von Salix, Quercus Robur, Nymphaea alba und Nuphar luteum in Menge stehen, wachsen während des Aufbrechens der Knospe nicht mehr; und die sich entfaltenden Blätter werden kahl. Und so in unzähligen Fällen.

Uebereinstimmungen oder Differenzen der äusseren Form, des innneren Baues, der Function sind nicht maassgebend für die Deutung eines gegebenen Gebildes als Achse, Blatt oder Haar.

Achsengebilde sind in den meisten Fällen säulenförmig: langgezogen und von einem Querschnitte, dessen verschiedene Durchmesser nur wenig von einander differiren; Blattgebilde sind meist in einer Fläche vorzugsweise entwickelt. Aber es giebt viele Achsengebilde von platter Gestalt und manche Blätter von isodiametrischem Querschnitt. Platt sind die Achsen der meisten Fucaceen und sehr vieler Florideen, der blattlosen Jungermannieen und der Marchantieen, die Prothallien der Polypodiaceen, die blattähnlichen Aeste von Ruscus, Phyllanthus, Phyllocladus, Phyllocactus. Andererseits sind die Blätter von Bryopsis, Chara von kreisrundem, die mancher Abietineen und Ericaceen von isodiametrischem Querschnitt, und die Blätter der Caulerpa Lycopodium Harv., ericifolia Ag., cupressoïdea Ag. gleichen in ihren ganzen Formen beblätterten Aesten derjenigen Pflanzen, nach denen sie die Namen empfingen [3]. Dass durchgreifende anatomische Unterschiede zwischen Achsen- und Blattgebilden nicht vorhanden sind, ergiebt sich aus dem Vorkommen der beiderlei Gebilde an einzelligen Gewächsen (Bryopsis, Caulerpa), deren Haupt- und Nebenachsen so gut, als deren Blätter nur Sprossungen einer und derselben Zelle sind. Aber auch bei complicirter gebauten Pflanzen besteht eine so gut als vollständige Uebereinstimmung der Structur der Achsen und Blätter: so bei den Characeen. Die Blätter der meisten Gefässpflanzen erhalten ihre Ausbildung hauptsächlich durch das Auftreten tertiärer Vegetationspunkte am Blattgrunde [4]; die Vegetationspunkte der

---

1) Die letzteren beiden insofern, als ihre stärkeren Sprossen noch im zweiten Jahre die Internodien verlängern: Zuccarini in v. Mohl, verm. Schr., 119.

2) Ad. Brongniart, hist. des végétaux fossiles, 150. (Baumfarrn mit abfallenden Blättern).

3) Vergl. Harvey, Nereis bor. am. 3, Taf. 37, 39.

4) Eine Erscheinung, deren weite Verbreitung Schleiden veranlasste, die Definition des Blattes auf sie zu gründen: Grundzüge, 1. Aufl. 2, p. 124, 167. Weitgreifende Ausnahmen bieten die Farrnkräuter, zum Theil auch Guarea und Leguminosen, an deren Blätter apicale Vegetationspunkte in bis nahe ans Ende des Wachsthums dauernder Thätigkeit bleiben.

meisten Achsengebilde sind bleibend terminal. Aber an der Inflorescenzachse der Cupuliferen treten während der Ausbildung der Cupula, an der Blüthenachse von Cistus, Capparis, Camellia während der Ausbildung der zahlreichen Staubblätter tertiäre, eingeschaltete Vegetationspunkte (von Gürtelform) auf, und ganz allgemein ist das Vorkommen solcher Vegetationspunkte bei Umbildung der sanft ausgehöhlten Achse der epigynen Blüthe zur Seitenwand des unterständigen Fruchtknotens [1]; bei der Umformung des napfförmig sich gestaltenden Achsenendes der Geocalyceen (mit terminaler sowohl als mit lateraler Frucht) zum Pseudoperianthium [2]. Die Blätter der meisten Gefässpflanzen sind complicirt gebaute Zellenmassen, in welche Gefässbündel eintreten; den Haargebilden fehlen die Gefässbündel durchaus. Aber die freien Enden der Blätter der Equiseten, diejenigen der älteren relativen Hauptachsen der Kiefern, viele Knospenschuppen und Bracteen entbehren der Gefässbündel. Bei den meisten Gewächsen ist den Blättern vorzugsweise das Geschäft der Assimilation überwiesen. In ihnen ist das Chlorophyll hauptsächlich, selbst ausschliesslich angehäuft. Aber die Blätter von Phyllocladus, Asparagus, Xylophylla sind chlorophylllos. Chlorophyllreiche Achsen vertreten in Bezug auf Assimilation die fehlenden Blätter bei Lemna, den meisten Cacteen. Die Function der Aufnahme tropfbarer Flüssigkeit aus dem Boden wird bei Landpflanzen und schwimmenden Wasserpflanzen in der Regel von Achsengebilden verrichtet, deren Entwickelung etwas modificirt ist (von Wurzeln; vergl. § 5). In einigen Fällen vollziehen Stängel von gewöhnlicher Entwickelungsweise dieses Geschäft: Corallorhiza, Epipogum [3], Psilotum z. B.; in einigen Blätter Salvinia natans [4], Sphagnum z. Th., in noch anderen Haargebilde, die aus Achsen (Jungermannia, Bryaceen), oder Haargebilde, welche aus Blättern (Radula, Frullania), oder aus Blättern und Achsen gleichzeitig entspringen (viele Hypneen).

Der im Vorstehenden gemachte Versuch, die seitlichen Sprossungen differenter Dignität nach Merkmalen zu unterscheiden, die aus ihrer Entwickelungsgeschichte genommen sind, gründet sich auf eine lange Reihe eigener Untersuchungen, die bisher keine Ausnahme von der aufgestellten Regel der relativ früheren Anlegung der Gebilde ersteren Ranges boten. Ob diese Regel allgemein zutrifft, wird die Zukunft lehren. Die früheren, auf die Entwickelungsgeschichte begründeten Definitionen von Achsen-, Blatt- und Haargebilden sind bereits durch die Erfahrung als unzutreffend dargethan. Schleiden versuchte [5] die Achsen durch die apicale Lage ihrer primären, die Blattgebilde durch die basilare Lage ihrer intercalaren Vegetationspunkte zu kennzeichnen: es giebt Blätter mit dauernd apicalen, Achsen mit basilaren intercalaren Vegetationspunkten (S. 418). Nägeli sucht Blätter und Haargebilde darnach zu unterscheiden, dass die letzteren erst dann aus den sie tragenden Gebilden hervortreten, wenn deren Epidermis vorhanden sei. »Dies ist dann der Fall, wenn in den Aussenzellen keine Theilungen »durch tangentiale (mit der Aussenfläche parallele) Wände mehr stattfinden, ein Stadium, wel»ches bei manchen Organen schon sehr früh eintritt. Demgemäss sind die Spreuschuppen der »Filices. . . unzweifelhafte Trichome« [6] (= Haargebilde). Die letztere Angabe ist irrig. Jeder dünne radiale Durchschnitt durch das Achsenende einer Pteris aquilina oder eines Aspidium filix mas zeigt deutlich, dass nach dem Hervorsprossen von Spreuhaaren oder Spreuschuppen noch tangentale Theilungen in den Zellen der Stängelaussenfläche vor sich gehen; bei Pteris noch ganz massenhaft. Zudem ist Nägeli's Definition der Epidermis nicht mit allen Thatsachen im Einklange. Eine unbefangene Betrachtung wird zugeben, dass die Epidermis z. B. der Blattoberseite von Ficus elastica, Acanthostachys strobilacea Lk., Peperomia rubella Hook und anderer Arten derselben Gattung, angelegt ist, schon dann, wenn sie nur eine einfache Schicht chlorophyllloser Zellen darstellt. Die Zellen dieser unzweifelhaften Epidermis theilen sich aber noch mehrfach durch Wände, welche den freien Aussenflächen parallel sind.

---

1) Vergl. Bd. 2 dieses Buches, Abschnitt »Pistill.«
2) Vergl. Bd. 3 dieses Buches, Abschnit »Jungermannieen«
3) Irmisch, Biologie d. Orchid. Lpz. 1853, p. 50, 58.
4) Pringsheim, in dessen Jahrb. 3, p. 506.
5) Grundzüge, 1. Aufl. 2. Bd. 166. — 6) Nägeli u. Schwendner, das Mikroskop. 2. 592

§ 3.

Streckung der in Vegetationspunkten von Stängelgebilden neu angelegten Gewebe.

Die in Vegetationspunkten neu angelegte feste Substanz des Pflanzenkörpers (die neuangelegten Membranen von Zellen) nimmt einige Zeit nach ihrer ersten Ausscheidung aus den flüssigen und halbflüssigen Bestandtheilen der Primordialzellen an Festigkeit und an Masse beträchtlich zu (S. 128, 148); die Zellhäute werden fester, dicker, und wachsen stärker als zuvor in Richtung ihrer Flächen. Während dieser Streckung des jugendlichen Gewebes hört es auf, eine plastische Masse zu sein; die Zellhäute, die Gewebe gerathen in Spannung. Diese Vorgänge dürfen aufgefasst werden als Aeusserungen eines selbstständigen Wachsthumsstrebens der Zellmembran; in vielzelligen Pflanzentheilen als die Summe der Streckungen der sämmtlichen Zellhäute. Die Richtungen, in welchen dieses selbstständige Wachsthum der Zellhäute erfolgt, bedingen ganz vorzugsweise die definitive Form der Pflanze oder des Pflanzentheils; — unmittelbar die der ausgebildeten Theile, mittelbar auch die Gestalt der Vegetationspunkte, und dadurch die Anordnung und die Formen der Zellen des Meristems (S. 129). Die letzten Streckungen der jungen Gewebe sind sehr einfacher Art bei den mit andauerndem terminalen Wachsthum begabten einzelligen und bei mehrzelligen blattlosen Achsen. Bei ersteren erhärtet oder verdickt und streckt sich die Membran in successivem Fortschreiten vom Hinterende nach der fortwachsenden Spitze. Der Vorgang beginnt eine mehr oder minder weite Strecke rückwärts von dieser. Der Anfang der Streckung ist gekennzeichnet durch zunehmende Wanddicke und Beginn der Sonderung des Inhalts in Wandbeleg und Vacuole bei Vaucheria, Bryopsis. Die meisten blattlosen vielzelligen Achsengebilde verhalten sich ähnlich. Auch bei ihnen schreitet die Streckung stetig von den hinteren, früher angelegten Geweben nach den vorderen, jüngeren hin vor; das Meristem verwandelt sich in seinen der Spitze fernsten Regionen mittelst Vollziehung der letzten, definitiven Streckung der Zellhäute stetig in Dauergewebe. Nur insofern tritt eine Complication ein, als in den peripherischen Schichten des Gewebes die Streckung der Zellen während längerer Frist, in axilen Strängen des Gewebes während minder langer Zeit begleitet wird von der Fächerung der Zellräume durch Scheidewände, die auf der Richtung der intensivsten Volumenzunahme der Zellhöhlen senkrecht stehen. Kurzzellige peripherische Lagen von Zellen differenziren sich dadurch von langzelligen inneren Zellmassen. In den einfachsten Fällen ist eine einzige Gruppe längerer, zugleich auch weiterer axiler Zellen vorhanden, welche von nach Aussen hin immer kleiner werdenden umhüllt, berindet sind: so bei Fucaceen, den grösseren Phaeosporeen und Florideen, bei Anthoceros, blattlosen Jungermannieen. Hier dauerte in den peripherischen Zellenschichten auch die Fächerung durch Längswände länger an. In complicirter gebauten blattlosen Achsen mit vorwiegendem Längenwachsthume tritt eine schroffe Scheidung ein in inneres, lang- und engzelliges Gewebe einerseits, in äusseres, kurz- und weitzelliges Gewebe andererseits, und oft wiederholt sie sich mehrfach: so in den Fruchtstielen von Polytrichum formosum, deren dickes axiles Bündel langgestreckter Zellen im Bündel noch viel längerer gezogener Zellen von geringem Querschnitt einschliesst: —

bei den blattlosen unterirdischen Sprossen von Psilotum triquetrum, die im Allgemeinen zwar aus einem axilen Bündel gestreckter, enger, und einer peripherischen Lage kürzerer, weiter Zellen zusammengesetzt sind, aber doch in jenem axilen Bündel in einen Kreis gestellte Stränge besonders langzelligen Gewebes ausscheiden [1]; — bei den Farrn, welche blattlose Sprossen bilden und das Gewebe dieser in verschiedene Stränge langzelligen Gewebes und kurzzelligen Parenchyms differenziren, wie Pteris aquilina, Nephrolepis splendens [2] — bei den zu Wurzeln modificirt entwickelten blattlosen adventiven Sprossen der meisten Gefässpflanzen. Nur selten erfolgt bei blattlosen Achsen in bestimmten Regionen des älteren Gewebes, welche von dem primären Vegetationspunkte durch eine Zone von Dauergewebe getrennt ist, die Bildung eines tertiären Vegetationspunktes: eingeschaltetes, intercalares Wachsthum und intercalare Vermehrung der Zellenzahl. So bei der Entwickelung des nach Anlegung der Kapsel tief in das Gewebe der Archegonienbasis und des Fruchtasts eindringenden und in der Längsrichtung an Zellenzahl wachsenden Fruchtstiels der Jungermannieen [3]; bei dem dicht über der verbreiterten Basis anhebenden und lange andauernden, auf eine niedrige Querscheibe der cylindrischen Frucht beschränkten, sehr intensiven und von Zellvermehrung begleiteten Längenwachsthume der Frucht von Anthoceros [4], bei der Anlegung der Verbreiterung des unteren Endes des Fruchtstiels von Sphagnum [5], Anthoceros und vieler Jungermannieen.

Bei beblätterten Achsen sind die Verhältnisse mannichfaltiger. Im einfachsten Falle ist die definitive Streckung der Zellen des Vegetationspunktes beim Uebergange in Dauergewebe überhaupt eine sehr geringfügige. Eine Differenz verschiedener Gewebemassen in Bezug auf die Fächerung ihrer Zellen durch Scheidewandbildung tritt nicht hervor. So bei den Stämmen von Isoëtes [6]. Die Streckung des axilen Gewebes in Richtung der Länge wiegt nur insoweit vor, als erforderlich ist, die trichterähnlich vertiefte Endigung des Stammscheitels auszustülpen und die jüngeren Blätter successiv auf die äussere Böschung derselben zu versetzen. Aehnlich sind die Verhältnisse bei den Melocacten, Mammillarien (bei denen die Orte der gänzlich fehlgeschlagenen [§. 16] Blätter durch die Stachelbüschel bezeichnet sind, welche an den unentwickelt bleibenden Anlagen von Seitenzweigen sich bilden; bei den Achsen der meisten Blüthen. Aber auch in diesen findet die Streckung der jugendlichen Gewebe statt; nur ist sie in jeder Richtung ziemlich gleichmässig, so dass sie die relative Lage der einzelnen Blattgebilde der Achse zu einander nur wenig ändert. Auch diejenigen beblätterten Stängel, deren Internodien nach der Anlegung der zugehörigen Blätter am wenigsten sich verlängern, entbehren nicht völlig der Längsstreckung.

Bei vielen der Pflanzenformen, in deren Stängelgliedern eine sehr beträchtliche Längsstreckung stattfindet, erfolgt diese mit weit geringerer Intensität inner-

1) Nägeli, Beiträge, 1, Lpz. 1858, p. 52.

2) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 630, 631. Dass jene Achsenenden von Pteris nur scheinbar blattlos seien, behauptete Mettenius (dieselben Abh. 7, p. 611) im Anschlusse an eine Bemerkung Karsten's (Vegetationsorg. d. Palmen, Berlin 1847, p. 125). Von mir widerlegt in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 279.

3) Hofmeister, vergl. Unters. p. 19. — 4) Derselbe, ebend. p. 7.

5) Schimper, W. P., Mém. s. les Sphaignes (aus Mém. prés. p. div. sav. 15), Taf. 10 u. 12.

6) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 128.

halb der Gewebzone, welche von zwei Ebenen begrenzt wird, deren eine durch die obere, die andere nahe über der unteren Grenze der Einfügungsstelle eines Blattes transversal durch den Stängel gelegt ist; mit bedeutend grösserer Intensität dagegen in den Strecken des Stängels zwischen zweien in verticaler Richtung einander nächsten Blättern oder Blattwirteln. Die Gewebeplatte, welche den Stängel in der Höhe der Einfügungsstelle eines Blattes oder Blattwirtels transversal durchsetzt, behält kürzere, niedrigere Zellen, als die von oben und unten ihr angränzenden Gewebemassen, selbst dann, wenn in diesen während der Streckung Fächerung der Zellen durch Querscheidewände erfolgt. So scheiden sich im Stängel die Einfügungsstellen der Blätter als Knoten (nodi) von den Interfoliarstücken oder Internodien. Ein Internodium zusammen mit dem Knoten (der Ansatzstelle des Blattes) über ihm wird als Stängelglied bezeichnet; die Ausdrücke Internodium und Stängelglied werden übrigens herkömmlicherweise meist gleichbedeutend gebraucht.

Bei einer langen Reihe von Pflanzenformen ist die Streckung der Stängelglieder, obwohl nicht unbeträchtlich, von einem so intensiven, bisweilen der Längsstreckung der Stängelglieder fast gleich kommenden Dickenwachsthume der zugehörigen Blätter an ihren Einfügungsstellen begleitet, dass auch am vollständig ausgebildeten Stamme die Basen der Blätter (die sogen. Blattkissen) oder die Narben der abgefallenen Blätter dicht gedrängt stehen. So bei den Cycadeen, den meisten Coniferen, bei manchen Palmen, wie Chamaerops, Phoenix, bei den Achsen vieler krautartigen Gewächse, insoweit und so lange diese Achsen rein vegetativ sind (z. B. Allium die meisten Arten; Lilium, Leucojum, Galanthus, Oenothera, Digitalis, Sempervivum, Saxifraga crassifolia, auch die meisten übrigen Species der Gattung). Solche, mit grossen Blatteinfügungen oder Blattnarben dicht besetzte Stängel nennt man Stängel mit unentwickelten (oder mit gestauchten) Internodien. Der Beginn der immerhin sehr merklichen Streckung jedes neu angelegten Internodium ist in allen genauer untersuchten derartigen Fällen von einer Fächerung durch Querwände der Zellen mindestens der peripherischen Gewebmassen der Stängel begleitet. Diese Zellvermehrung erfolgt in der ganzen Länge der Stängelglieder ziemlich gleichmässig und gleichzeitig. — Gleichmässig ist auch die letzte, nicht mehr von Zellvermehrung begleitete Längsstreckung der Zellmembranen.

Auch in allen anderen genauer beobachteten Fällen ist der Beginn der von Zellvermehrung begleiteten Streckung auch der sehr lang werdenden Stängelglieder in der ganzen Länge jedes Gliedes gleichzeitig [1]). Die letzte Längsdehnung der Zellmembranen des Gliedes erfolgt aber in der ganzen Länge des Gliedes meist nicht gleichmässig. Sie beginnt am oberen Ende, und schreitet nach dem unteren hin vor, an welchem bei Eintritt der letzten Dehnung oben die Zellvermehrung noch nicht völlig beendigt ist. Die Zellen der Basis jedes Internodium bleiben längere Zeit, selbst dauernd, kürzer als die des gleichartigen Gewebes des oberen Endes des nämlichen Stängelgliedes. So bei Lupinus, Rosa, Ampelopsis, Hedera, Viola persicifolia, Asclepias Cornuti [2]), Dracaena marginata. Oder die Entwicke-

1) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 9. Jahrg. (1843) 279. Zu demselben Resultat war schon früher Münter gelangt, was die Längsdehnung der jungen Internodien betrifft; doch haben seine Untersuchungen die Zellvermehrung nicht berücksichtigt: Linnaea 15 (1841) 223.

2) Grisebach, Ebend. 284.

lung des Internodium hält den umgekehrten Weg ein; die letzte Streckung beginnt an der Basis: Veronica longifolia [1]). Oder die Streckung des Stängelglieds beginnt an der Basis, schreitet nach dem oberen Ende hin vor, und dauert hier etwas länger an als am untern: Cucurbita Pepo [2]).

Bei den Pflanzen bestimmter Formenkreise tritt während dieser Streckungen, oder unmittelbar nach Beendigung derselben, an dem einen Ende des Internodium, oder an beiden, ein intercalares, von andauernder Zellenvermehrung begleitetes Längenwachsthum innerhalb eines sehr niedrigen Querabschnitts des Stängelgliedes ein. Die Gewebscheibe, innerhalb deren dieses Wachsthum sich vollzieht, liegt unmittelbar über dem Knoten; beziehentlich dicht unter ihm. Das intercalare Wachsthum tritt ein am unteren Ende sowohl solcher Internodien, deren Streckung von unten nach oben fortschreitet (Caryophylleen, Sonchus [3]), Astrantia [4]), als auch bei solchen, deren vorhergehende Streckung in allen Querabschnitten gleichmässig war (Polygonum orientale [5]), Gramineen, Cyanotis zebrina). Die Einschaltung eines neuen Stückes am oberen Ende findet sich auch bei solchen Internodien, deren vorgängige Streckung von oben nach unten fortschritt (Rubia tinctorum [6]), Astrantia major. Die letztere Pflanze bietet ein Beispiel des Eintritts des intercalaren Wachsthums zuerst in einem Querabschnitte dicht über der unteren Gränze jedes Internodium, nach dessen Beendigung ein intercalares Wachsthum von doppelter Intensität dicht unter der oberen Gränze des Internodium eintritt. Dort wird ein 12 Linien langes, hier ein 24 Linien langes Stängelstück neu eingeschaltet [7]).

Die längsten im Pflanzenreiche vorkommenden Stängelglieder erhalten ihre gewaltige Länge durch intercalares Wachsthum. Das Internodium unter der Inflorescenz der Gräser ist bei Molinia caerulea bei Aufhören der in allen Querabschnitten gleichmässigen Streckung und Zellvermehrung 1,3 Mill. lang. Weiterhin wächst seine Länge bis auf das Tausendfache; eine Zunahme, von der nur $^{1}/_{100}$ etwa auf die letzte Dehnung der Zellwände, die anderen $^{99}/_{100}$ auf intercalares Wachsthum kommen. Das betreffende Stängelglied wird bei Gynerium argenteum bis 2 Meter, bei der (westindischen) Arundinaria Schomburgkii Bennett bis 16 Fuss lang [8]).

Die Resultate Grisebachs sind der Art erhalten, dass er auf Internodien, welche noch im Zustande gleichmässiger, von Zellvermehrung begleiteter Streckung sich befanden, Skalen — Reihen schwarzer Punkte von je 1 Linie Distanz — auftrug. Dies geschah mittelst eines mit geeignetem Handgriffe versehenen leicht drehbaren Zahnrads, dessen Zahnspitzen genau 1 Linie von einander entfernt waren. Sie wurden mit Druckerschwärze gefärbt, und dann das Rad dem Internodium entlang geführt. Aus der Vergrösserung der Interstitien der Punkte aus der Einschaltung neuer Internodienstücke über oder unter der Skala ergab sich das Weitere; die Frage, ob die beobachteten Verlängerungen nur in Folge der letzten Dehnungen der Zellwandungen geschehen, oder ob sie von Zellvermehrung in der Längsrichtung begleitet gewesen seien, wurde durch mikrometrische Messung der Längen der Rindenzellen entschieden. Die von mir hinzugefügten Angaben sind der directen Beobachtung axiler Längsschnitte wachsender Stängelenden entnommen; solcher Schnitte, welche durch viele Internodien gehen. Sie beruhen auf der Voraussetzung, dass die Entwickelung auf einander folgender Internodien der untersuchten vegetativen Achsen eine gleichartige sei; — eine Voraussetzung, welche durch jede Beobachtung bestätigt wird.

1) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 9. Jahrg. 1843, 281. — 2) Ebend. 287. — 3) Ebend. 280 (Lychnis chalcedonica, Silene armeria). — 4) Ebend. 270. — 5) Ebend. 288. — 6) Ebend. 286. — 7) Ebend. 270. — 8) Schomburgk in Linn. Transact. 1844, 559.

Der von Zellvermehrung begleitete Beginn der Streckung zeigt sich regelmässig noch nicht im jüngsten, von der Stängelspitze her gezählt ersten Internodium. Mindestens ein Stängelglied verharrt jeweilig in der Länge, in welcher es an dem Vegetationspunkte der Achse durch Hervorsprossen eines neuen Blattes oder Blattwirtels angelegt wurde. Oft sind der nicht gestreckten Indernodien mehrere, selbst viele. Soweit eine Achse aus noch nicht gestreckten, oder im ersten Beginn der Streckung befindlichen Stängelgliedern besteht (das noch blattlose Ende oder die noch blattlose erste Anlage einer Achse selbstverständlich eingerechnet), heisst sie eine Knospe. Eine jede Achse hat, so lange sie im apicalen Längenwachsthum begriffen ist, eine Endknospe, die bei beblätterten Achsen von dicht gedrängten Blättern umstanden ist. Laterale Achsen entspringen an der betreffenden Hauptachse als Seitenknospen.

Kräftig sich entwickelnde Stängel einer gegebenen Pflanzenart lassen zahlreichere Internodien jeweilig im Knospenzustande verharren, als schmächtige, dünne Triebe derselben Pflanzenform. Es beträgt die Zahl der Zellen der Stängelrinde zunächst der Epidermis an vegetativen Sprossen folgender Equiseten, zu Anfang Frühlings auf zarten Längsschnitten untersucht

	in Internodium	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
E. variegatum,	dünner Spross	3	5	5	6	13	—	—	—	—	—
» »	stärkerer Spross	3	5	5	5	6	12	—	—	—	—
» arvense,	schwach »	3	5	5	11	12	14	15	20	—	—
» »	stärkerer »	3	5	5	11	11	12	12	12	—	—
» Telmateja,	schwacher »	3	3	4	5	6	8	9	—	—	—
» »	sträkerer »	3	5	5	6	7	8	10	11	10	10
» limosum,	sehr starker »	3	5	6	6	6	6	6	6	6	6

Eine deutliche Streckung der Zellen (Uebergang in Dauergewebe) (= a) beginnt bei Dianthus plumarius in der Rinde des (von oben gezählt) 4ten bis 5ten Internodium; die Zellvermehrung erlischt (= b) an der Basis des 5teu bis 6ten Indernodium; die Streckung vollendet sich (= c) im 7ten oder 8ten. Für Cyanotis zebrina finde ich a=2—3; b=3—4; c=4—5; für Elymus arenarius a=4—5; b=5—6; c=7—8; für Sphagnum cymbifolium a=6—12, b=11—18; c=16—27; für Dracaena marginata a=10—12; b=14—16; c=17—20. Die höheren Ziffern sind von stärkeren Sprossen genommen.

§ 4.

Adventive Achsen, Adventivsprossen.

Auch an Theilen des Pflanzenkörpers, welche, aus dem Zustande der Vegetationspunkte herausgetreten, in der Umbildung zu Dauergewebe begriffen oder völlig zu Dauergewebe geworden sind, können unter günstigen Verhältnissen neue Achsen sich bilden. Solche Achsen sind adventive; Knospen und Sprossen, zu denen sie sich entwickeln, heissen Adventivknospen, Adventivsprossen. Sie kommen an einfachst gebauten Gewächsen, selbst an solchen, welche der normalen Verzweigung entbehren, ebensogut vor, als an vielzelligen; an gefässlosen ebensogut als an Gefässpflanzen.

Adventivsprossen von Gewächsen, welche keine normalen Auszweigungen ihrer Achsen bilden, sind z. B. die rechtwinklig zu den bestehenden Fäden hie und da durch Wachsthum von Gliederzellen sich entwickelnden Zellreihen bei Zygogonium ericetorum, den Scytonemen

(hier stehen die adventiven Sprossen oft paarweise oder zu mehreren dicht beisammen) ferner die in der Richtung der Hauptachse liegenden Sprossen der Fäden der Rivularien[1], die aus einer Fadenzelle gewöhnlicher Art sich entwickeln, welche dicht unter einer der kugelig anschwellenden Gränzzellen liegt. Das Längenwachsthum der neuen Sprossung schiebt dann das ursprüngliche Endstück des Fadens, von der Grenzzelle an aufwärts, zur Seite. Auch die Seitenzweige der Enteromorphen sind zum Theil adventive Sprossen, entstehend als einfache Zellreihe, die aus einer der Aussenflächezellen einer älteren, bereits schlauchförmigen Achse hervorwächst, dann ihre Zellen durch übers Kreuz gestellte Längswände theilt, in den Berührungskanten der vier oder mehr Tochterzellen durch gesteigertes tangentales Wachsthum der Zellhäute einen zunächst mehrkantigen intercellularen Längskanal bildet, welcher durch fortgesetztes, von Zellenvermehrung begleitetes tangentales Wachsthum der ihn umschliessenden Zellen mehr und mehr sich erweitert[2]). Cladophora fracta bildet, ausser der regelmässigen Auszweigung ihrer Zellenreihen nahe an den wachsenden Spitzen, adventive Zweige besonders aus den dickwandigen Gliederzellen mit sehr reichlichem festen Inhalt, vermittelst deren diese Alge überwintert. Auch jede Gliederzelle bildet dicht unter ihrer oberen Endfläche einen adventiven seitlichen Spross, wenn sie mittelst Durchschneidung ihrer beiderseitigen Nachbarzellen aus dem Zusammenhange des Fadens gelöset wird[4].

Bei einzelligen oder aus Zellenreihen bestehenden Pflanzen liegt die Ursprungsstelle eines adventiven Sprosses selbstverständlich stets in der Aussenfläche des Pflanzenkörpers. Auch bei vielzelligen Gewächsen kommt die Entwickelung adventiver Sprossen aus Zellen oder Zellengruppen der Aussenfläche von Stängeln oder Blättern vor: bei Algen und Muscineen als Regel, bei Gefässpflanzen als Ausnahme. Der Heerd des Wachsthums der meisten adventiven Sprossen von Gefässkryptogamen und Phanerogamen liegt dagegen im Inneren der Gewebe: der Ursprung der Adventivsprossen lässt sich hier auf eine einzelne Zelle oder eine kleine Gruppe aus wenigen Zellen zurückführen, welche allseitig von Gewebe umschlossen ist. Adventivknospen, welche im Innern des Gewebes von Gefässpflanzen angelegt werden, entspringen stets aus Gewebmassen, welche an Gefässbündel oder an den Holzkörper unmittelbar angränzen; in der Regel den nach aussen gekehrten Flächen dieser angränzen. Der umgekehrte Fall ist selten; er ist für beblätterte Knospen beobachtet an geköpften Stämmen der Crambe maritima, deren Mark ausgefault war, und die an der Innenfläche des Holzringes Knospen bildeten, und an quer durchschnittenen Kartoffelknollen[5].

Oberflächlich entstehen z. B. die Adventivsprossen an den Stängelknoten von Chara fragilis[6]), die des Randes und der Flächen der platten Stängel von Delessertien, die Brutknospen der Jungermannieen, Marchantieen, die protonematischen Fäden und Brutknospen der Laubmoose[7]). Im Inneren des Gewebes entstehen die adventiven Sprossen alter Stengel von Pellia epiphylla[8]), die Brutknospen von Anthoceros[9]), Riccia[10]), die oft in grosser Zahl gruppenweise aus dem unteren, cylindrischen Theile der Achse von Fucus serratus hervorsprossenden Pflänzchen. — Von oberflächlichem Ursprung sind bei Gefässpflanzen die adventiven Knospen z. B. auf Blattstielen und Blättern der meisten Farnkräuter[11]); diejenigen in den Einschnitten der Blattrandkerben von Bryophyllum calycinum: hier schon vor völliger Entfaltung des Blattes

---

1) Vergl. Kützing, Tab. phycol. V. 2, Taf. 20 ff. — 2) Ebend. Taf. 50 ff. — 3) Nägeli, Algensysteme, p. 140. — 4) Karsten, Histolog. Unters. Berlin 1862. — 5) Beides durch Knight Transact. philos. Soc. 1805, p. 258. — 6) Pringsheim, in dessen Jahrb. 3, p. 303. — 7) In Betreff des Details verweise ich auf die 3. Abth. des 2. Bandes dieses Buches. — 8) Hofmeister, vergl. Unters. p. 15. — 9) Ebend. p. 10. — 10) Ebend. p. 47. — 11) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 648, 654.

als eine wenig umfangreiche, die Aussenfläche der tiefsten Stelle des Einschnitts einnehmende Masse sehr kleinzelligen Urparenchyms kenntlich. — Innerlichen Ursprungs sind, ausser vielen anderen, alle zu Wurzeln sich ausbildenden, und alle auf und an Wurzeln entstehenden Sprossen (von Gabelungen wachsender Wurzelenden abgesehen); Wurzelzweige sowohl, als beblätterte Achsen, die als Wurzelbrut aus den Wurzeln z. B. von Ophioglossum, Epipactis microphylla, Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus Tremula, Pyrus Malus u. v. A. hervorbrechen; ferner alle Zweige von Equiseten, die Brutpflänzchen, welche den auf feuchte Erde gelegten Blättern von Begonien, den in den Boden vergrabenen Stücken von Stipeln der Marattieen entspriessen.

Die Stellung der Adventivsprossen ist in manchen Fällen eine sehr bestimmte, ihre Ausbildung — wenigstens bis zum ersten Knospenzustande — eine regelmässig eintretende. So bei den adventiven Knospen von Equisetum, auf deren Entfaltung alle Verästelung der Equiseten beruht, in den oberirdischen Sprossen. Stets wird zwischen je zwei Zähnen eines Blattwirtels im Inneren des Gewebes des Blattscheidengrundes eine Adventivknospe angelegt, deren Entwickelung sich bis auf eine einzige Zelle zurück verfolgen lässt [1]). So ferner an den eben erwähnten Blättern des Bryophyllum calycinum. Schwankender ist Stellung und Vorkommen der adventiven Knospen an den Blattstielen von Farrnkräutern; — ohne jede wahrnehmbare Regel bei der Entwickelung der Wurzelbrut der Gefässpflanzen. der Bildung von Knospen in den Stipeln der Marattieen, an der Aussenfläche des Holzes alter Stämme von Laubbäumen u. s. w.

§ 5.

Wurzeln.

Die weit überwiegende Mehrzahl der Gefässpflanzen entwickelt aus mehr oder minder fest bestimmten Stellen der Stängel, seltener der Blätter, adventive Achsen, deren Wachsthum dahin modificirt ist, dass ihr Vegetationspunkt nach allen Richtungen des Raumes, wenn auch mit sehr verschiedener Intensität, Dauergewebe abscheidet, und denen so gut als ausschliesslich die Verrichtung zugetheilt ist, die wässerige Flüssigkeit von Aussen aufzunehmen, deren die Pflanze bedarf. Diese adventiven Achsen sind die Wurzeln.

Nur diejenigen Pflanzenformen, welche Gefässbündel besitzen, entwickeln zu Wurzeln modificirte adventive Achsen. Keine Muscinee, keine Alge ist mit wirklichen Wurzeln versehen [2]).

Der Heerd des Wachsthums einer jeden Wurzel, der Vegetationspunkt, von dem aus sie ihren Ursprung nimmt, liegt im Innern des Gewebes des — stets vielzelligen — Pflanzentheils, an und aus welchem sie sich entwickelt. So auch bei allen ersten Wurzeln der embryonalen Achsen von angiospermen und gymnospermen Phanerogamen, deren Wachsthumsrichtung, derjenigen der primären Achse des Embryo genau entgegengesetzt, mit der Längslinie dieser Achse zusammenfällt. Solche Wurzeln heissen Hauptwurzeln. Viele Embryonen gewäh-

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 94.

2) Die scheinbaren Wurzeln mancher Jungermannieen, wie Haplomitrium Hookeri, Sarcoscyphus Ehrharti, sind blattlose oder blattarme unterirdische (nicht adventive) Zweige mit unverhülltem, apicalem Vegetationspuncte: Hofmeister, in Berichten Sächs. G. d. Wiss. 1854, p. 97.

ren zu der Zeit, da diese erste Wurzel in erkennbarer Weise von dem übrigen Gewebe der embryonalen Achse differenzirt ist, auf Längsdurchschnitten ein Bild, welches so aussieht, als ob die peripherischen Zellen des, vom Vegetationspunkt der Wurzel in der Richtung des stetig fortschreitenden Wachsthums derselben (in centrifugaler Richtung) abgeschiedenen Dauergewebes die äusserste Gränze des dem Aschenscheitel entgegengesetzten Endes (des Wurzelendes) des Embryo bildeten. Es könnte danach zweifelhaft erscheinen, ob der Vegetationspunkt der Wurzel nicht ursprünglich an der äussersten Extremität dieses Endes der embryonalen Achse gelegen gewesen sei. Der Zweifel schwindet vor der Erwägung, dass bei allen phanerogamen Embryonen jenes Ende ursprünglich continuirlich in die Zellenreihe oder Zellenmasse des zum Embryoträger gewordenen Vorkeimes übergeht; dass somit die Anfangszelle oder die Anfangszellengruppe jeder Hauptwurzel auch von dem Hinterende des Embryo her nothwendig von mindestens einer Zelle bedeckt sein musste. Die (früher vielfach gehegte) Vorstellung, als sei die Hauptwurzel eine directe Verlängerung der äussersten hinteren Extremität der embryonalen Achse, ist damit beseitigt. — Die Wurzeln vieler reifer Embryonen zeigen übrigens deutlich, dass jenes der Wurzel selbst angehörige Dauergewebe, welches in centrifugaler Richtung den Vegetationspunct der Wurzel umhüllt (die Wurzelhaube, vergleiche weiter unten), von dem differenten Zellgewebe des Stängels des Embryo eingeschlossen ist: von einer dünnen Schicht desselben bei Coniferen (z. B. Pinus excelsa Wall., Pinus Abies L.), von einer dicken, aus vielen Zellenlagen bestehenden bei Loranthus europaeus, Viscum album, bei Gräsern (z. B. Secale cereale, Oryza sativa), Liliaceen (z. B. Allium Cepa). Liegt die Endigung der Hauptwurzel tief im Innern der Achse des Embryo, so erscheint sie nach dem Hervorwachsen aus dessen Hinterende von dem gesprengten Rande einer ausgestülpten Gewebeschicht manschettenartig umgeben: von der Wurzelscheide, Coleorbize: so bei Gräsern, Laucharten, Loranthaceen. War die deckende Gewebschicht des Wurzelendes des Stängels des Embryo dünn, so geht die Aussenfläche der hervorgesprossten Hauptwurzel stetig in das Internodium des Embryo über, welches das erste Blatt oder den ersten Blattwirtel der Keimpflanze trägt: in das hypokotyledonare Stängelglied.

Die Bildung neuen Zellgewebes geschieht im Vegetationspunkte aller Wurzeln mit grösster Intensität in centripetaler Richtung, bei Hauptwurzeln nach dem Mittelpunkte der embryonalen Achse hin, der Längslinie der Wurzel parallel. In den zu dieser Richtung stumpfwinkligen Directionen nimmt die Intensität der Gewebebildung allmälig ab; in der Richtung senkrecht zur Längslinie der Wurzel ist sie am Geringsten. Der centripetal vom Vegetationspunkte abgeschiedene Theil der Wurzel erhält die Form eines Paraboloïds, das nach dem Hinterende der Wurzel hin, in Folge von Abnahme des Dickenwachsthums bei noch andauerndem Längenwachsthum, in Cylindergestalt und (abgesehen von dem Eintreten cambialer Thätigkeit in den Wurzeln der Pflanzen, deren Stängel holzbildendes Cambium entwickeln) in völlig gestrecktes Dauergewebe übergeht. Das in centrifugaler Richtung im Vegetationspunkte gebildete Gewebe nimmt ebenfalls in der Richtung der Längsachse der Wurzel am stärksten an Volumen und Masse zu; doch steht diese Zunahme weit zurück hinter derjenigen des in centripetaler Richtung aus dem Zustande des Vegetationspunkts heraustretenden Gewebes. In allen von der Längsachse spitzwinklig divergirenden Richtungen ist die Zunahme des Ge-

webes der Wurzelhaube geringer, um so geringer, je offener die Winkel dieser Richtungsdivergenzen sind. Das von der Spitze und von den Seiten her den Vegetationspunkt der Wurzel umhüllende Dauergewebe, die Wurzelhaube, erhält die Form des Mantels eines Paraboloïds [1]). Bei Wurzeln, deren Vegetationspunkt eine einzige Zelle ersten Grades von tetraëdrischer oder von drei gekrümmten Flächen begränzter Gestalt enthält (so verhalten sich die Wurzeln aller Gefässkryptogamen) ist die Wurzelhaube aus kappenförmigen, schalig in einander steckenden Zellschichten gebildet. Ist der Heerd intensivster Zellvermehrung in der wachsenden Wurzelspitze eine zur Längslinie der Wurzel senkrechte Platte aus mehreren Zellen (Allium Cepa, Monstera deliciosa, wohl die meisten Monokotyledonen), oder ist in den jüngsten Theilen der Wurzelhaube das Wachsthum und die Vermehrung der Zellen in der Richtung der Längslinie excessiv über das in den von ihr abweichenden Richtungen gesteigert (Abietineen), so ist die Wurzelhaube aus einer axilen, aus vielen parallelen Längsreihen von Zellen zusammengesetzten Säule, und aus an diese sich anschliessenden Zellschichten von Form in der Mitte durchlöcherter Kappen aufgebaut. Die minder umfangreichen Gewebmassen der Wurzelhauben gehen viel früher in den Zustand völlig gestreckten Dauergewebes über, als die des centripetal wachsenden Theiles der Wurzel. Die Aussenfläche der Wurzelhaube zeigt bis an ihre obere Gränze einen hohen Grad von Spannung und Steifigkeit der Membranen. An dünnen Längsschnitten von Wurzeln der Vicia Faba, Pisum sativum, Aspidium filix mas krümmen sich die von dem axilen Gewebparaboloïd der Wurzel abgetrennten oberen Enden der Wurzelhaube stark nach aussen concav, während die von Innen ihnen angränzenden Gewebe, zum Theil noch in lebhafter Zellvermehrung begriffen, keine Spur von Spannung zeigen. — Die jeweils äusseren Zellenlagen der Wurzelhauben der meisten Pflanzen blättern sich allmälig ab; ein Vorgang, welcher an Wurzelspitzen, die in feuchter Luft (in feuchtem Boden) oder in Wasser wachsen, durch das Aufquellen der peripherischesten, je zweien Nachbarzellen gemeinsamen Schichten der Zellmembranen zu dünnflüssiger Gallerte sich vollzieht (sehr deutlich bei Secale, Allium Cepa, Angiopteris evecta). Bei vielen Pflanzen quillt auch eine äussere Schicht der Aussenfläche des bleibenden Theils der Wurzel zu Gallerte auf, die endlich in der Bodenflüssigkeit sich vertheilt. So wird von der Seitenfläche des bleibenden Wurzeltheils das obere Ende der Wurzelhaube leicht abgelöst. Besonders deutlich zeigt sich dies bei den Gräsern; tritt aber auch an den Wurzeln von Papilionaceen (Vicia Faba z. B.), Orchideen, Liliaceen hervor. Die Wurzelhauben nur weniger Pflanzen sind in ihrer ganzen Masse während der Dauer des Lebens der betreffenden Wurzel persistent, z. B. die der Arten der Gattungen Lemna, Pistia, Cuscuta.

Die Wurzeln nur weniger Pflanzen bilden ächte Zweige durch Theilung des Vegetationspunktes. Es ist die Entwickelung solcher Zweige nur von Lycopodiaceen bekannt: von Selaginella, Isoëtes, Lycopodium. Diese Zweigbildung ist durchgehends eine ächte Gabelung; das Aufgeben der bisherigen Wachsthumsrichtung, und der Eintritt zweier neuer, von ihr in gleichen spitzen Winkeln divergirender Wachsthumsrichtungen gleicher Intensität. Der Beginn der Gabe-

1) Diese bezeichnende Eigenthümlichkeit des Wachsthums der Wurzeln wurde zuerst erkannt von E. Ohlert, Linnaea 11, 1837, p. 609 u. Taf. 14.

lung lässt sich zurück verfolgen bis auf die Theilung der Zelle ersten Grades des Vegetationspunkts, welche sonst durch wechselnd nach verschiedenen Richtungen geneigte und zur Längsachse senkrechte Wände getheilt wird, durch eine, die Längsachse in sich aufnehmende Längswand [1]. Auf einander folgende Gabelzweige liegen in zu einander rechtwinkligen, durch die Wurzelachsen gelegten Ebenen. Auch bei den mehrzipfeligen Wurzelknollen von Orchis latifolia und verwandten Formen werden die Zipfel durch Gabelung des Vegetationspunkts der Wurzel angelegt.

Die Auszweigungen aller anderen bekannten Wurzeln beruhen auf der Bildung adventiver Achsen im Inneren (am Umfang des Gefässbündel- oder Holzkreises) des aus dem Zustande des Vegetationspuncts herausgetretenen Theiles der Wurzeln; von Achsen, deren Entwickelung zu derjenigen der Wurzeln modificirt ist, wenn Seitenwurzeln an einer Hauptwurzel sich bilden. Die Anlegung von Seitenwurzeln erfolgt gemeinhin nur in den bereits völlig in Dauergewebe übergegangenen älteren Theilen von Wurzeln; weit rückwärts vom Vegetationspunkte (bei der Hauptwurzel von Keimpflanzen der Vicia Faba z. B. mindestens 3 Centim. rückwärts von diesem). Die Ursprungsstellen der Seitenwurzeln der meisten Gewächse liegen an der Aussenseite der, die Wurzel parallel zu deren Längsachse durchziehenden Gefässbündel. Die Seitenwurzeln stehen deshalb an der Hauptwurzel in Längszeilen [2] (sehr deutlich zu sehen bei Keimpflanzen von Cruciferen und Papilionaceen). Hauptwurzeln (= Wurzeln 1. Ordnung), welche zahlreiche Seitenwurzeln tragen, bilden dieselben in centrifugaler Aufeinanderfolge; ebenso verhalten sich Seitenwurzeln, welche Seitenwurzeln nächsthöherer Ordnung in Vielzahl entwickeln. Sind Seitenwurzeln an einer Hauptwurzel in geringer Zahl vorhanden, so geschieht ihr Hervorsprossen (ob auch ihre Anlegung?) nicht regelmässig in absteigender Folge.

Wurzeln, die an Stängel- oder Blattgebilden entstehen, sind — soweit beobachtet — ohne Ausnahme im Innern des Gewebes des sie tragenden Theils entspringende Bildungen. Je nachdem der Heerd ihres Wachsthums mehr oder minder tief unter der Aussenfläche des Stängels oder Blattes liegt, ist die Basis solcher Wurzeln mit einer Coleorhize umgeben (Gräser, Leucojum vernum, Lauch- und Narcissenarten z. B.); oder nicht (z. B. Farrnkräuter [3], Neottia nidus avis). Die in anderen Theilen der Pflanze, als in Wurzeln, und in von der embryonalen Achse divergirender Richtung angelegten Wurzeln heissen N e b e n w u r z e l n oder A d v e n t i v w u r z e l n. Auf ihrer Entwickelung beruht ausschliesslich die Bewurzelung aller mit Wurzeln versehenen Gefässkryptogamen, deren Wurzeln sammt und sonders eine Wachsthumsrichtung besitzen, welche gegen die embryonale Achse, wie gegen die Längslinie des beblätterten Stammes geneigt ist [4]; und hauptsächlich die Bewurzelung der Monokotyledonen, deren Hauptwurzel, wenn überhaupt vorhanden (sie fehlt z. B. bei den Najadeen, Orchideen, keine erhebliche Entwickelungs- und Auszweigungsfähigkeit besitzt, bei den meisten zeitig abstirbt (z. B. bei allen zwiebelbildenden Formen). Adventivwurzeln entstehen gemeinhin in Stängelgebilden; zu dem Gefässbündel- oder Holzcylinder in der Beziehung, dass ihr Bildungsheerd an der Aussenseite des Holzringes, oder

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 147; Leitgeb in Nägeli, Beitr. 4, p. 117.
2) Schimper, K. F., Bot. Zeit. 1857, p. 759. — 3) Vergl. Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, Taf. 1, 2. — 4) Hofmeister, Bot. Zeit. 1849, p. 797.

des von Gefässbündeln durchzogenen axilen Cylinders des Stammgewebes liegt. Selten entspringen in durch Fäulniss hohlgewordenen Stämmen Wurzeln aus der Innenfläche des lebendig gebliebenen Mantels; ein Fall, der gelegentlich an hohlen Weidenstämmen, und sehr regelmässig an alten Knollen der Corydalis cava vorkommt. Stängel, welche eine deutliche Knotenbildung besitzen, entwickeln nur aus den Knoten, nie aus den Internodien, Adventivwurzeln. Bilden sich Adventivwurzeln in einem Stamme, dessen Gefässbündel durch Parenchym getrennt sind, so liegt der Vegetationspunkt der werdenden Wurzel entweder genau vor der Aussenfläche eines Gefässbündels (Farrnkräuter [1]), Orchideen [2])) oder aber zwischen zweien der peripherischesten Gefässbündel des Stammes (Palmen [3]), Dracaenen, Allium, Gräser, Cyanotis zebrina). Wo solche Wurzeln relativ spät angelegt werden, da macht es jeder gelungene Querschnitt augenscheinlich, dass bei der ersten Anlegung des Vegetationspunkts der Wurzel eine umfangreiche Masse von Zellgewebe aus dem Zustande des Dauergewebes in denjenigen des Meristems (S. 128) zurück tritt. Besonders elegante Bilder bieten die Querschnitte der Knoten von Coix Lacryma und Coix exaltata. — Die Entwickelung der Adventivwurzeln aus den Basen der Blätter ist die ausschliessliche Wurzelbildung alter Stämme von Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, und andrer Farrnkräuter [4]). Als regelmässige Bildung scheint sie nirgends anders vorzukommen. Dagegen entwickeln Blätter, die als Stecklinge behandelt werden, nicht selten Wurzeln, ohne dass gleichzeitig eine adventive Stängelknospe auf oder aus ihnen sich bildet: so die von Mentha piperita [5]).

Blattgebilde werden von Wurzeln nicht entwickelt. Dagegen bedecken viele Wurzeln ihre Aussenfläche mit Haaren. Ohne Ausnahme sind diese Haare einzellig; Ausstülpungen der freien Aussenwände von Epidermiszellen. Cuscuta bildet solche Haare aus der Aussenfläche der Haube der in das Gewebe der Nährpflanze eingedrungenen Wurzel.

Die Wurzeln sind in der Entwickelung etwas modificirte Stängelgebilde. Dies ergiebt sich klärlich aus dem Vorkommen allmäliger Uebergänge von unzweifelhaften, blättertragenden Zweigen, welche unterirdisch sich entwickelnd die Wasser einsaugende Verrichtung von Wurzeln vollziehen, zu ächten Wurzeln; und noch deutlicher aus dem Umstande, dass bei gewissen Pflanzen eine und dieselbe adventive Achse während der ersten Periode ihres Daseins als Stängel, in einer späteren als Wurzel sich entwickelt, oder umgekehrt. — Manche pseudoparasitische [6]) Orchideen, wie Epipogum aphyllum, Corallorrhiza innata, entbehren durchaus der ächten Wurzeln. Die Stelle derselben ist vertreten durch unterirdische, mit häutigen Scheidenblättern besetzte, vielverzweigte Aeste, deren mit wurzelhaarähnlichen Papillen besetzte Aussenfläche die Bodenflüssigkeit einsaugt [7]). Bei dem gleichfalls wurzellosen Psilotum triquetrum werden an der Stelle von Wurzeln

1) Hofmeister, Bot. Zeit. 1849, Taf. 4, Fig. 6.

2) Irmisch, Biol. d. Orchideen, Taf. 1, Fig. 27, 28, Taf. 2, Fig. 21, 46.

3) Wie sich aus dem anatomischen Verhältnisse der Einfügungsstelle der Wurzel in den Stamm ergiebt: v. Mohl, verm. Schr., p. 156.

4) Hofmeister a. a. O. p. 648, 651. — 5) Knight, in transact. hortic. Soc. 1, p. 242.

6) Als Pseudoparasiten bezeichne ich die Gewächse, welche auf todten Organismen, beziehendlich auf und in den Resten derselben, z. B. im Humus, ausschliesslich vorkommen.

7) Irmisch, Biol. d. Orchid. Taf. 5, 6.

unterirdische, absolut blattlose Zweige entwickelt, im Aussehen und der Behaarung Wurzeln völlig ähnlich, aber mit unbedecktem Vegetationspunkte und apicaler Verzweigung [1]. Wenn eine solche Achse von ihrem Vegetationspuncte aus allseitig Dauergewebe abschiede, würde sie eine ächte Wurzel sein. — Die Selaginellen mit vierzeiliger Blattstellung, wie S. hortensis, Martensii, stolonifera, überhaupt die meisten der zahlreichen Arten der Gattung, entwickeln aus den Gabelungen ihrer geneigten Stängel, und zwar stets an der dem Zenith zugewendeten Seite, adventive Achsen, welche abwärts sich krümmend mit apicalem Vegetationspuncte wachsen, bis sie den Erdboden erreichen. Bei den grösseren Arten, wie S. stolonifera, Martensii, verzweigen sich diese blattlosen adventiven Achsen noch in der Luft gabelig, selbst wiederholt. Erst wenn die Enden den Boden erreicht haben, scheiden die Vegetationspunkte auch nach der Spitze der Sprossung hin Dauergewebe ab. Das cylindrische Gebilde wird aus einem adventiven blattlosen Zweige eine ächte Wurzel [2]. — Umgekehrt geschieht es bei Neottia nidus avis im Herbste sehr häufig, dass einzelne der zahlreichen Adventivwurzeln, mit denen der kriechende unterirdische Stamm dieser Orchidee dicht besetzt ist, aus ihrer Spitze neue Pflänzchen, adventive beblätterte Achsen entwickeln, die durch Absterben des hintern Theils der Wurzel weiterhin vom mütterlichen Individuum sich lösen [3]. Die Anlegung des neuen Stängels geschieht durch Aenderung der Richtung und durch Steigerung des Wachsthums und der Zellvermehrung im Vegetationspunkte der Wurzel selbst. Dieser hört auf, neues Gewebe der Wurzelhaube zu bilden, nimmt dagegen an Dickenwachsthum zu. Die Wurzelhaube wird abgestreift und abgeblättert; der Scheitel des Vegetationspunkts wird nackt, und entwickelt jetzt ein erstes, sehr zartes, niedriges, häutiges Scheidenblatt.

§ 6.

Auszweigung, Richtung und Anordnung der Zweige.

Die Tracht (der Habitus) der Pflanzenkörper mit verzweigten Achsen ist wesentlich bedingt durch die Richtung der Nebenachsen, und durch das Verhältniss des Maasses der weiteren Auszweigung derselben zur weiteren Auszweigung der relativen oder absoluten Hauptachse. Der Neigungswinkel seitlicher Achsen zur Hauptachse ist für Achsen der nämlichen Ordnung derselben Pflanze im Allgemeinen ein ziemlich beständiger; es schwankt die Neigung der anfänglichen Entwickelungsrichtung der Zweige zur Richtung der Achse nächst niederer Ordnung zwischen engen Gränzen; und es beeinflussen äussere Einwirkungen, wie die Beleuchtung, die Wirkung der Schwerkraft, die ursprüngliche Entwickelungsrichtung der verschiedenen Nebenachsen unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen des Gewächses in annähernd gleichmässiger Weise. Der Versuch, diese Richtungen in Graden annähernd auszudrücken, wäre ausführbar. Er ist bisher nicht durchgreifend unternommen worden; die beschreibende Botanik begnügt sich mit Ausdrücken wie: der Hauptachse angedrückt, steil aufsteigend, aufsteigend, horizontal abstehend, hängend. — Die räumlichen Beziehungen der ursprünglichen, oft auch der dauernden Entwickelungsrichtung seitlicher Sprossen

---

1) Bd. 1, S. 158; Leitgeb in Nägeli, Beitr. 4, p. 147. — 2) Leitgeb. Ebend. p. 125.

3) Reichenbach fil., de pollinis Orchid. genes., Lpzg. 1850, p. 10; Irmisch, Biol. d. Orchid. p. 26; Prillieux, in Ann. sc. nat. 4. S. Bot, 5, p. 280, daselbst auch Abbildungen.

gleicher Ordnung zu einander sind noch beständiger. Jeder im Vegetationspunkt einer Achse gegebener Ordnung angelegte Seitenzweig divergirt seitlich um einen bestimmten Bruchtheil des Stängelumfangs von dem nächst älteren, nächst tieferen Seitenzweige gleicher Ordnung — und wenn die ihn tragende Achse eine Nebenachse, und er selbst der erste Seitenzweig derselben ist, um einen bestimmten Bruchtheil des Umfangs der ihn tragenden Achse von der Achse früherer Ordnung. Eine Ebene, welche durch die Längslinie (Medianlinie) eines an einer Achse seitlich stehenden Gebildes und durch die Längslinie der dasselbe tragenden Achse gelegt wird, ist die Medianebene des lateralen Gebildes. Die Winkel, unter welchen sich die Medianebenen zweier longitudinal auf einander folgender Seitenachsen einer Hauptachse schneiden, sind im Allgemeinen constante. Diese Divergenzwinkel betragen in sehr vielen Fällen die Hälfte des Stängelumfangs (180°), und zwar sowohl bei beblätterten, als bei blattlosen Achsen; bei ersteren sowohl bei zweizeiliger, die gleiche Stellung wie die Nebenachsen einhaltender Anordnung der Blätter, als auch (bei Selaginella, den meisten Jungermannieen z. B.) bei von diesem Verhältnisse abweichender Blattstellung. Ein Divergenzwinkel zweier auf einander folgender Aeste von $^1/_3$ des Stängelumfangs (120°) kommt an den blattlosen, unterirdischen, als Wurzeln functionirenden Achsen der Lycopodiacee Psilotum triquetrum vor, ferner bei dem Schimmelpilze Syzygites megalacarpus, besonders deutlich bei seiner früher mit dem Namen Sporodinia grandis bezeichneten Mucorfructification [1]), bei Catenella Opuntia und anderen Florideen. Andere, minder einfache Divergenzwinkel zweier einander folgenden Seitenachsen, Bruchtheile des Stammumfangs, deren Zähler eine höhere Ziffer als 1 ist, kommen an blattlosen Achsen nur bei dicht gedrängter Stellung der Zweige, z. B. in der Inflorescenz von Aroïdeen, von Zea, von Papilionaceen; sehr häufig aber an beblätterten Achsen vor. Die Seitenachsen halten bei solchen ein bestimmtes Stellungsverhältniss zu Blättern ein; die Bezeichnung der Blattstellung (§ 8 gewährt unmittelbar oder mittelbar auch Aufschluss über die der Nebenachsen. Die Zweiganlagen bilden sich an den Stängelenden der meisten Phanerogamen genau über der Mittellinie je des jüngsten Blattes, so dass die Knospen in dem Winkel zwischen der Oberseite der Blattbasis und dem Stängel, in die Blattachsel zu stehen kommen; Axillarknospen sind.

Die meisten Phanerogamen legen gleichzeitig mit jedem neuen Blatte (oder einen sehr kurzen Zeitraum vor dem Hervorsprossen eines jeden neuen Blattes) über der Medianlinie desselben eine neue Seitenachse an; in manchen Fällen auch eine Mehrzahl in eine Längsreihe geordneter solcher Seitenachsen, deren oberste die am raschesten und kräftigsten sich entwickelnde zu sein pflegt, z. B. Laubzweige von Aristolochia Sipho und verwandten Arten; von Gleditschia horrida, triacantha u. A. (die oberste der Seitenachsen wird zu einem Dorn); Embryonen von Trapa natans in der Achsel des einzigen Kotyledon; Embryo von Juglans regia in der Achsel beider [2]). Die von der Längslinie des Stängels divergirende neue Wachsthumsrichtung bringt gleichzeitig mehrere Sprossungen von verschiedener Dignität, gleichzeitig ein Blatt und einen oder mehrere Seitenzweige hervor, die sämmtlich gleiche Richtung der Medianebenen haben; nur innerhalb der gemein-

1) de Bary, in Abh. Senckenb. G. 4. Bd.

2) Schacht, Beitr. z. Anat., Berlin 1854, Taf. 8, Fig. 10, 11.

samen Medianebene verschieden geneigt sind. Die neu angelegte Seitenachse bleibt häufig lange in blattlosem Zustande; ein kleiner, auf späteren Entwickelungsstufen, nach gewaltigem Wachsthum des angränzenden Blatts und der angränzenden Hauptachse leicht zu übersehender Höcker. Aber es giebt nur wenige Fälle, in denen ihr Verhandensein auf frühesten Entwickelungsstufen nicht mit Gewissheit nachgewiesen werden könnte. Kein derartiger Fall ist mir bei den Achseln der Laubblätter angiospermen Phanerogamen mit Sicherheit bekannt. Selbst in den Achseln der untersten Blätter (der Vorblätter), welche häufig nur als Knospenschuppen ausgebildet sind, werden Seitenachsen als zellige Höcker angelegt, wenn auch in der Regel nicht meiter entwickelt. So z. B. bei Quercus Robur.

Dagegen werden über den Medianen der unteren Blätter des Jahrestriebes vieler Abietineen und Taxineen keine Seitenachsen angelegt; — bei Taxus, bei Abies und Picea erfolgt die Anlegung von Seitenachsen nur über den Medianen der 2—5 obersten Laubblätter des Jahrestriebs; bei den Kiefern beginnt sie viel tiefer, reicht jedoch nicht in die Achseln der 8—24 basilaren Blätter des Jahrestriebs.

In manchen Blüthenständen unterbleibt die Bildung von Blättern unter den Seitenachsen bestimmter Ordnung: in den Inflorescenzen der meisten Aroïdeen, den männlichen Blüthenständen von Ricinus, durchgehends; in denen der Cruciferen und Trifolien unterhalb der oberen Blüthen der Trauben oder Aehren. Besonders schlagende Beispiele des gleichen Verhältnisses sind die absolut stützblattlosen Wickel (§ 7), in welche die männlichen Inflorescenzen der Euphorbien[1] (die am Ende je eines Zweigs der blumenähnlichen Gesammtinflorescenz einzeln stehenden Antheren), sowie die Seitenblüthen der blattachselständigen Endblüthen der Einzelblüthenstände von Gentiana lutea geordnet sind[2].

Die Gramineen-Inflorescenzen gehören nur scheinbar in dieselbe Kategorie auch die Achsen zweiter Ordnung derselben haben, bei Poa annua, Elymus arenarius z. B. Stützblätter, welche ein wenig später über dem Umfang der Hauptachse hervortreten, als die über ihren Medianen entspringenden Zweige. Diese Stützblätter erhalten nur eine geringe, sehr frühe endende Entwickelung; sind an der ausgebildeten Inflorescenz nur als sogenannte »Schwielen« kenntlich. Sehr deutlich ist es auch bei der ersten Anlegung der Inflorescenzen von Papilionaceen, z. B. von Amorpha ersichtlich; dass die Seitenachsen früher über den Umfang der Hauptachse heraus treten, als die sie stützenden Blätter.

Auch bei vielen Farrnkräutern mit zweizeiliger Blattstellung und gabeliger Auszweigung des Stammes steht jeder seitlich gerichtete Gabelzweig vor einem Blatte, z. B. bei Polypodium vulgare, Pteris aquilina an jüngeren Pflanzen und an Seitensprossen[3], bei vielen Hymenophylleen[4]. Aber nur vor gewissen, nicht vor

---

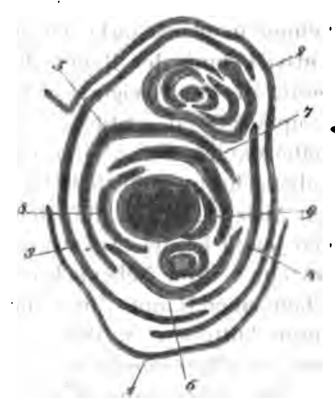
1) Vergl. Payer, organogénie de la fleur, Taf. 107. Dass P., eine längst beseitigte Vorstellung aufgreifend, die Gesammt-Inflorescenz der Euphorbien für eine Einzelblüthe nimmt, bedarf hier keiner eingehenden Widerlegung; man sehe Röper, Vorgefasste botanische Meinungen, Rostock 1860, 34.

2) Steinheil, in Ann. sc. nat. 2. sér. 12.

3) Hier vom jüngsten Blatte ziemlich weit entfernt; Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 630. Bei Polypodium vulgare sind die schwächeren Abzweigungen des Stammendes dem nächstunteren Blatte so fern, dass sie dem nächstälteren, der entgegengesetzten Stängelseite eingefügten Blatte gegenüber zu stehen kommen.

4) Viele Arten von Trichomanes, einige von Hymenophyllum: Mettenius, in Abh. Sächs. G. d. W. 7, p. 603.

allen Blättern werden solche Seitenzweige gebildet. Bei den Laubmoosen mit dreizeiliger und schräg-dreizeiliger Blattstellung entwickeln sich Seitenknospen neben und vor dem Seitenrande bestimmter (nicht aller) Blätter: so bei den Sphagnen [1]), den meisten Hypneen. Bei Sphagnum wird, je bei der Bildung eines vierten Blattes, neben demselben (in der Richtung seitlich nach dem nächstjüngsten Blatte hin), eine Seitenachse angelegt, so dass ein nächstjüngerer Zweig von dem nächstälteren um denselben Bruchtheil des Stammumfanges (meist $^2/_5$) seitlich entfernt ist, als ein nächst höheres Blatt von dem nächst niederen; aber in entgegengesetzter Richtung (Fig. 60). So kommt es, dass bei den Sphagnen die Medianebene keiner Seitenachse genau mit der Medianebene irgend eines Blattes zusammenfällt. Weit deutlicher ist dasselbe Verhältniss bei den vierzeilig beblätterten Selaginellen ausgeprägt. Die zweizeiligen Auszweigungen des Stängels liegen hier sämmtlich in der nämlichen Ebene, zu welcher die Medianebenen der Blätter jeder der 4 Längsreihen in Winkeln von ungefähr 45° geneigt sind. Bei Phanerogamen ist eine ähnliche Stellung seitlicher Abzweigungen selten: ein Beispiel bieten blühende Sprossen von Asclepiadeen und Apocyneen. Das Ende der jeweiligen Hauptachse wird zum Blüthenstande. Neben ihr wird eine Seitenachse angelegt, welche zwischen die Insertionen der Blätter des nächstunteren Blattpaares eingefügt ist, und zwar etwas näher nach dem älteren Blatte des zweigliedrigen Wirtels hin. Ausserdem werden an dem Stammende noch weitere zwei seitliche Knospen angelegt; eine über der Mittellinie eines jeden jener Blätter, von denen in den meisten Fällen nur eine zur Ausbildung gelangt.


Fig. 60.

Die einfache Nebeneinanderstellung dieser Thatsachen genügt, um zu zeigen, dass ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Anlegung eines Blattes einer gegebenen Achse und eines Seitenzweiges derselben nicht bestehen kann. Die selbstquälerischen Versuche, welche mehrere Morphologen unternommen haben, die Adventivknospen der Equiseten, die mancher Polypodiaceen und ähnliche Bildungen vermöge der künstlichsten Unterstellungen von Verschiebungen und Verwachsungen als Axillarknospen zu deuten, beruheten offenbar auf dem Wunsche, die Mannichfaltigkeit der räumlichen Beziehungen zwischen Seitenachsen und Blättern unter einen Gesichtspunct zu bringen. Jene Versuche werden ein Ende finden, wenn es allgemein erkannt ist, dass die beiden Wachsthumserscheinungen, deren eine zur Anlegung eines Zweiges, deren andere zur Anlegung eines Blattes führt, zwar häufig vergesellschaftet, nicht selten aber auch völlig getrennt auftreten.

Fig. 60. Querschnitt des Endes der Hauptachse eines kräftigen Individuum des Sphagnum cymbifolium, mit 9 dasselbe umstehenden Blättern, und 2 durch den Schnitt getroffenen Seitenachsen. Die Blattquerschnitte folgen aufeinander in linkswendiger Spirale, mit Divergenzwinkeln von $^2/_5$ der Stammperipherie. Die jüngere, zwischen den Blättern 8 und 9 stehende Seitenachse ist von der älteren, zwischen die Blätter 4 und 5 eingefügten, in der Wendung rechtsum um $^2/_5$ der Stammperipherie entfernt.

[1] Schimper, W. P., Recherches sur les Sphaignes, p. 28.

§ 7.

Verhältniss des Maasses der Auszweigung von Haupt- und Nebenachsen.

Die Existenz einer Achse früherer Ordnung kann durch das in ihrer Scheitelregion erfolgende Auftreten neuer Wachsthumsrichtungen von Achsen späterer Ordnung vollständig aufgehoben werden, wenn die Auszweigung eine ächte Gabelung in gleichstarke Zweige ist. Es kann nach Anlegung seitlicher Achsen die Entwickelung der Hauptachse nach kurzer Zeit gehemmt werden; das Wachsthum, die Auszweigung von Nebenachsen können diejenigen der Fortsetzung der Hauptachse (des Stückes derselben, welches oberhalb der Ursprungsstelle der Seitenzweige sich weiter entwickelt) bald übertreffen, so dass die Summe der Nebenachsen nächsthöherer Ordnung eines Seitenzweiges diejenige der ferneren Auszweigungen ihm gleicher Ordnung seiner Hauptachse überwiegt. Es können endlich die Auszweigungen einer Hauptachse die Auszweigungen jeder einzelnen ihrer Nebenachsen an Zahl übersteigen. Alle diese Verhältnisse zwischen einer Haupt- und ihren Nebenachsen kommen im Pflanzenreiche vor; in ihrem Auftreten, in ihrer Combination sind die verschiedenen Auszweigungsformen der Pflanzenachsen begründet.

Die Verzweigungsformen, bei welchen die Verästelung der Nebenachsen diejenige der Hauptachsen überwiegt, werden im Allgemeinen als cymöse oder centrifugale bezeichnet; als centrifugale deshalb, weil die Endigungen der jeweilig jüngsten Achsen bei dem Fortschreiten der Verzweigung weiter und weiter vom Mittelpunct des Auszweigungssystems sich entfernen. In der reinsten Form treten sie auf bei der ächten Drei- oder Zweigabelung, bei der völligen, sofortigen Aufgebung der bisherigen Entwickelungsrichtung der Achse im Moment der Anlegung beider seitlichen Abzweigungen: z. B. bei der Dreigabelung der Hyphen von Sporodinia, der Zweigabelung der vegetativen Sprossen von Fucus, Metzgeria, der Selaginella hortensis und Martensii. Weit häufiger, als diese Verzweigungsform, findet sich das Erlahmen der Entwickelungsfähigkeit des Endes einer gegebenen Achse nach der Anlegung einer oder mehrerer Seitenachsen. Erlischt das Längenwachsthum und die Verzweigungsfähigkeit einer Achse nach Anlegung zweier Seitenzweige von einander gegenüberstehender Wachsthumsrichtung, und wiederholt sich derselbe Vorgang an jeder Achse nächst höherer Ordnung, so entsteht eine unächte Zweigabelung, eine unächte Dichotomie. Tritt jenes Erlöschen nach Anlegung nur eines Seitenzweiges ein, so bildet sich eine einseitig gerichtete Verzweigung aus. Im einen wie im andern Falle lässt die Untersuchung früher Entwickelungszustände nie einen Zweifel darüber, welche der in Frage kommenden Achsen diejenige früherer Ordnung sei. Die Enden der relativen Hauptachsen eilen in ihrer Entwickelung der frühesten Entwickelung der Seitenachsen stets merklich voraus.

Eine unächte Dichotomie ist bei den Riccieen und Marchantieen, bei Anthoceros, Pellia epiphylla, Blasia pusilla, durchgehends die Verzweigung der vegetativen Sprossen. Es bilden sich hier nahe unter dem wachsenden Vorderende der platten Stängel (da sie allgemein am Vorderrande stark verbreitert, in einer zur Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrechten Ebene ganz vorzugsweise transversal gewachsen sind, neben der vorragenden Mitte des ein-

gebuchteten Vorderrandes rechts und links von derselben) gleichzeitig zwei einander opponirte, parallel der Fläche des Stängels sich entwickelnde laterale Sprossen. Nach der Anlegung dieser erlahmt das Wachsthum des Endes des Hauptsprosses. Die Seitensprossen entwickeln sich vorwiegend in die Länge und Breite. Da sie mit ihren einander zugewendeten Seitenrändern an die zwischen ihnen liegenden Endigung des Hauptsprosses angewachsen sind, so ziehen sie diese bei ihrer Weiterentfaltung erheblich in die Breite. Auch mit den Seitenlappen des tief ausgerandeten Vorderrandes des relativen Hauptsprosses verwachsen die nach aussen gekehrten Seitenränder der Nebensprossen. Bei ihrem Hervortreten aus der Einbuchtung des Vorderrands des alten Sprosses stülpen sie diese Flügel auswärts. So wird während der Entfaltung der als unächte Dichotomie angelegten Paare von Seitenachsen die Spur der jeweiligen Hauptachsen-Enden vollständig verwischt, und nur die letzten Endigungen der Sprossen vielverzweigter Pflanzen von Riccia glauca oder fluitans, von Marchantia polymorpha und Fegatella conica lassen die Verzweigung als eine unächt gabelige erkennen, an denen die weiterhin fehlschlagenden Endigungen der relativen Hauptachsen momentan am stärksten prominiren [1]).

Eine unächte Zwei- oder Mehrgabelung einer Hauptachse, deren Ende oberhalb der Zweigursprünge auf einer ähnlich geringen Entwickelung stehen bleibt, ist bei Gefässpflanzen nicht bekannt. Die Unterdrückung der Weiterentfaltung der Hauptachse geschieht erst, nachdem sie mindestens etwa den Umfang eines Gliedes ihrer Nebenachsen erreicht hat. So bei einem der einfachsten derartiger Fälle, bei der Verzweigung der Lemnen. Die absolut blattlosen vegetativen Achsen erwachsener Pflanzen von Lemna minor entwickeln sich als Auszweigungen der ein einziges Blatt, den Kotyledon, tragenden Achse des Embryo. Diese Achse, gleich den späteren von blattähnlicher platter Gestalt, legt schon sehr frühe, lange vor der Samenreife, nahe unter dem Scheitelpunkte, e i n e seitliche Achse an, deren Wachsthumsrichtung in der Ebene grösster Ausdehnung des flachen Stängels liegt. Durch Wachsthum des ihr benachbarten Gewebes der Hauptachse wird diese Seitenknospe in einen engen Spalt jener eingeschlossen; durch weiterhin (während der Keimung) eintretendes Wachsthum (Vermehrung und Streckung der Zellen) der Hauptachse tief unter den Scheitel derselben, relativ nahe an ihre Basis gerückt. Die Seitenachse bildet jederseits unter ihrem Endpunkte eine Nebenachse nächst höherer (3.) Ordnung, deren beider Wachsthum vorerst ebenso hinter dem der Achse 2. Ordnung zurückbleibt, wie diese hinter der 1. Ordnung; — die ebenso in Spalten des Gewebes der Achse 2. Ordnung eingeschlossen werden, und die endlich, fast rechtwinklig zur Längslinie

1) Die Verzweigung der Anthoceroteen, Riccieen und Marchantieen, der Pellia und Blasia wurde als unächte Dichotomie von mir dargelegt in meinen vergleichenden Untersuchungen p. 1, 13, 34, 43, 48. Gegen meine Auffassung hat Kny Einwendungen erhoben, die mir nicht recht verständlich sind (in Pringsheim's Jahrb. 4, p. 94). In Bezug auf die Thatsachen besteht gar keine Differenz zwischen uns. Auch Kny giebt an (a. a. O. p. 94), dass bei Anlegung von Seitenachsen nach Verbreiterung des Vegetationspunkts ein flacher Lappen in der Mitte der Ausbuchtung vorspringe (das von mir als mittlere Sprossung des Vegetationspunktes oder als Ende der relativen Hauptachse bezeichnete Gebilde). Dass dieser Mittellappen aus zwei ideellen) Hälften besteht, deren jede je eine der bereits in Wachsthum begriffenen Seitenachsen angehöre (wie Kny will), und die sich zu den Vegetationspunkten der Seitenachsen so verhalten sollen, wie die freien Randlappen: — dies ist eine Vorstellung, welche der leitenden Thatsachen entbehrt, und gegen welche die leicht zu beobachtenden Erscheinungen sprechen. Vor Allen an Riccia fluitans sind die einschlagenden Verhältnisse sehr leicht zu untersuchen, wenn man die Pflanzen nach mehrtägigem Liegen in Alkohol mit Kalilauge behandelt, und dann mit destillirtem Wasser rein auswäscht. Sie werden in Folge dieses Verfahrens sehr durchscheinend, fast durchsichtig. In anderer Weise spricht ebenso schlagend die Art der Anlegung der beiden ersten Seitenachsen der Brutpflanzen von Marchantia gegen Kny. Zu der von Kny ausgesprochenen Annahme, ich scheine den ersten Spross, die absolute Hauptachse, der aus der Spore keimenden Pflanze von Pellia als einen Vorkeim zu betrachten, glaube ich einen Anhalt gegeben zu haben: es ist für mich sicher, dass Pellia eines Vorkeims entbehrt. — Vergl. auch N. C. Müller, in Pringsheim's Jahrb. 5, p. 13.

der Achse 2. Ordnung sich entfaltend, zwei seitlich spreizende Zweige darstellen. Die fernere Auszweigung vollzieht sich fort und fort in der gleichen Weise. Bei Lemna trisulca bleiben die Achsen einander folgender Ordnung lange Zeit im Zusammenhang; eine Sprosskette dieser Pflanze ist deutlich nach dem beistehenden Schema gestaltet.

Die nächste Ursache des Erlöschens der Entwickelungsfähigkeit des Endes der relativen Hauptachse ist in diesen Fällen unächter Gabelung von rein vegetativen Achsen nicht bekannt (die nahe liegende Annahme, dass die stärkere Entwickelung der lateralen Achsen der Endigung der Hauptachse die Nahrungszufuhr entziehe, würde die Erscheinung nur umschreiben, nicht erklären). In sehr vielen andern Fällen ist es die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen oder von Sprossen, welche Fortpflanzungsorgane hervorbringen, an den Enden der Hauptachsen, welche das Auftreten von unächten Dichotomieen, und von cymösen Auszweigungssystemen im Allgemeinen einleitet: die Entwickelungsfähigkeit der Hauptachsenenden wird erschöpft durch die Bildung von Fructificationen, während unterhalb der Fructificationsorgane angelegte Seitensprossen der nämlichen Achse entwickelungsfähig bleiben. Diese Erscheinung ist nicht selten unter Muscineen (den apocarpen Laubmoosen und Jungermannieen), häufig bei Monokotyledonen und Dikotyledonen. Bei Gefässkryptogamen und bei Gymnospermen sind keine hieher gehörigen Fälle mit Sicherheit bekannt.

Fig. 61.

In einfacher Form kommen solche unächte Gabelungen in denjenigen Blüthenständen (= Inflorescenzen: der Gesammtheit der Auszweigungen einer Achse, deren Enden sämmtlich oder zum Theile Blüthen tragen, und von denen im letzteren Falle keine rein vegetative Blätter wieder hervorbringt) von Phanerogamen vor, welche an der Endigung der Hauptachse der Inflorescenz nach Anlegung nur zweier Seitensprossen eine Blüthe hervorbringen, und damit die weitere normale Entwickelung der Hauptachse abschliessen [1]. Die reinen unächten Dichotomieen (Dichasien Schimper's), die durch eine lange Reihe von Sprossen aufeinanderfolgenden Bildungen je zweier Seitensprossen unter dem Ende der mit einer Blüthe endenden Achse nächst niederer Ordnung sind ziemlich selten. Als anschauliche Beispiele können Radiola Millegrana, Begonia manicata [2] Sm. genannt werden. Dagegen ist unter den Dikotyledonen die

Fig. 61. Schema einer unächt dichotomen Auszweigung. Die Enden der Achsen erster und folgender Ordnung sind mit den entsprechenden römischen Ziffern bezeichnet.

1) Die ganze Lehre von den Auszweigungen hat sich an der Betrachtung der Blüthenstände ausgebildet: langsam und stockend genug. Die allgemeine Literatur lässt sich kurz zusammenfassen:

C. Schimper, mitgetheilt durch A. Braun, in Flora 1835, p. 188.
A. u. L. Bravais, in Ann. sc. nat. 2. s. t. 7, p. 190.
Steinheil, in Ann. sc. nat. 2. s. t. 12, p. 186.
Wydler, in Flora 1851, p. 289.

Es wird keiner Rechtfertigung bedürfen, dass ich die für die Auszweigungsformen allgemein anwendbaren Gesichtspuncte hier erörtere, obwohl sie an Inflorescenzen gewonnen worden sind. Verhältnisse, welche auf Blüthenstände speciell sich beziehen, wie z. B. Fehlen oder Anwesenheit von Bracteen, Abort bestimmter Achsenenden bei Gräsern und Riedgräsern u. s. w. werden im 3. Bande dieses Buches ihre Besprechung finden.

2) Durch zeitiges Abfallen des Endes der Achsen niederer Ordnung oberhalb der zwei Auszweigungen werden die ersten Verzweigungen der Begonien-Inflorescenzen den ächten Gabelungen scheinbar ähnlich.

Erscheinung überaus häufig, unter den Monokotyledonen nicht selten, dass an den späteren Auszweigungen nur einer der Seitensprossen zur Entwickelung gelangt. Diese einseitige Auszweigung des als unächte Dichotomie angelegten Verzweigungssystems tritt bei verschiedenen Pflanzenformen, je nach specifischer Differenz, bald früher, bald später ein; bei Vielen schon in frühen Stadien der Auszweigung. Von dem Beginn des Unterbleibens der Entwickelung des einen Seitensprosses an verhält sich ein solches Verzweigungssystem in seiner Gestaltung völlig gleich mit demjenigen, an welchem an der Hauptachse ein einziger Seitenspross angelegt wird; der eine einzige Seitenachse bildet, an welcher wiederum nur ein Seitenspross entsteht und so fort, während jedes Achsenende seine Entwickelung beendet, bald nachdem es die Seitenknospe anlegte. Von diesem Falle einseitiger centrifugaler Verzweigung, als dem schärfst ausgeprägten, möge die weitere Betrachtung ausgehen.

Für die Gestaltung eines einseitig ausgezweigten Systems centrifugaler Verästelung ist die Stellung des Seitenzweiges an der jeweiligen Hauptachse entscheidend. Die Erfahrung zeigt, dass der einzige Seitenzweig entweder stets an der nämlichen, der rechten, oder der linken Seite der Medianebene des ihn tragenden Sprosses nächstniederer Ordnung steht (Medianebene einer Sprossung ist die durch ihre Längslinie und die Längslinie der sie tragenden Sprossung gelegte Ebene, vergl. S. 429). In diesem Falle beschreiben die auf einander folgenden Auszweigungen, falls sie schräg aufwärts gerichtet sind, eine Schraubenlinie; bei horizontaler Stellung oder bei der Projection auf eine, zur Längslinie der Achse erster Ordnung des Auszweigungssystems senkrechte Ebene, eine Spirale (Fig. 62, die römischen Ziffern bezeichnen die Ordnungszahlen der Sprossen). Ein solches Verzweigungssystem heisst eine Schraubel oder Bostryx (Schimper), eine helicoide unipare Cyma (Bravais). Dieser Fall ist minder häufig als derjenige, in welchem die Stellung der Seitenzweige zur tragenden Achse von Auszweigung zu Auszweigung wechselt; der Art, dass z. B. an der Nebenachse *I.* Ordn. die Nebenachse *II.* Ordnung rechts von der Medianebene, an der *II.* Ordn. die *III.* Ordn. links von derselben, an der *III.* Ordn. die *IV.* Ordn. wieder rechts von der Medianebene steht, und so fort. Ein derartiges Auszweigungssystem bildet, auf eine durch die Achse *I.* Ordn. transversal gelegte Ebene projiciert, eine Zickzacklinie (Fig. 63). Es ist bei Blüthenständen (der geocentrischen Aufwärtskrümmung der vor den Seitenzweigen zur definitiven und vollen Entwickelung gelangenden Endigungen der Achsen niederer Ordnung halber) mehr oder weniger in einer verticalen (durch die Lothlinie gelegten) Ebene eingerollt. Aus diesem Grunde hat diese Form der Auszweigung den Namen Wickel oder Cicinnus (Schimper), scorpioïde unipare Cyma (Bravais) empfangen.

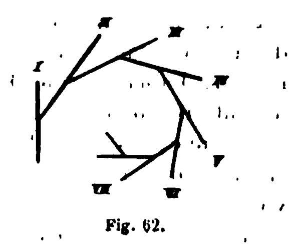

Fig. 62.

Fig 63.

Wickel und Schraubeln lassen nach voller Ausbildung die Enden der jeweiligen Hauptachsen als laterale Bildungen an der Kette der stark entwickelten basilaren Stücke der einander folgenden Achsen consecutiver Ordnung erscheinen. Ein derartiges Verzweigungssystem bildet in der Reihe der basilaren Stücke der successiven Achsen eine Scheinachse, ein Sympodium. Frühe Entwickelungszustände zeigen bei allen diesen Auszweigungen, dass die Enden der Hauptachsen zuerst, die ur-

sprüngliche Entwickelungsrichtung einhaltend, die rascher wachsenden Theile sind; dass sie nur später, durch das gesteigerte Dickenwachsthum der Nebenachsen, zur Seite gedrängt werden.

Beispiele rein ausgebildeter Schraubeln: für vegetative Auszweigungen die Aufeinanderfolge der Wurzelknollen der Ophrydeen; sie entstehen an dem Jahrestriebe stets an der gleichnamigen Seite der Medianebene, so dass nach einer Reihe von Jahren eine Orchis- oder Ophryspflanze ungefähr wieder auf der nämlichen Stelle steht, von der sie ausging[1]. — Für Inflorescenzen: Hauptstrahlen der Inflorescenzen von Hemerocallis fulva (exquisites Beispiel), Hemerocallis flava; die Einzel-Inflorescenzen (die centripetal zusammen geordneten Strahlen der Inflorescenz) von Hypericum perforatum.

Beispiele rein ausgebildeter Wickel: die Aufeinanderfolge der Jahrestriebe von Nardus stricta, Molinea coerulea und vielen anderen perennirenden Gräsern; der Neottia ovata[2], der Convallarien (besonders deutlich bei C. Polygonatum[3]); der Hippuris vulgaris; — die Inflorescenzen, beziehendlich die Hauptstrahlen der Inflorescenzen der Borragineen, der Arten der Gattung Helianthemum, der meisten Hydrophylleen, der Drosera, der Scilla bifolia, der Tradescantien.

Verzweigungssysteme, welche als unächte Dichotomieen angelegt sind, neigen sehr häufig in den späteren Auszweigungen zur Wickel- oder zur Schraubelbildung, indem nur eine der an jeder Achse angelegten zwei Seitenachsen zur Ausbildung gelangt, die andere regelmässig unentwickelt bleibt. So werden z. B. die Blüthenstände der meisten Caryophylleen, Malvaceen, Solanaceen, die der Lineen, Labiaten (die blattachselständigen Einzel-Inflorescenzen) u. v. A. als unächte Dichotomieen angelegt, gehen aber früher oder später, bei vielen Formen sehr frühe, in Wickel über. Die Inflorescenzen von Cynanchum, von Gagea arvensis und lutea, vieler Arten von Allium[4]), Hemerocallis, Leucojum aestivum[5]) sind in den ersten Auszweigungen unächte Dichotomieen; weiterhin gehen sie in Schraubeln über.

Ein Verzweigungssystem, in welchem jede Achse nächst höherer Ordnung in der Zahl der Auszweigungen hinter der sie tragenden Achse nächstniederer Ordnung zurückbleibt, ist ein racemöses oder centripetales Auszweigungssystem; ein centripetales deshalb, weil die Ursprungsstellen der Achsen vierter und folgender Ordnungen nicht erheblich weiter sich von der Achse erster Ordnung entfernen, als die der Achsen dritter Ordnung, und häufig der Achse erster Ordnung noch mehr sich nähern. Centripetale Verzweigungssysteme sind gekennzeichnet durch das deutliche Hervortreten der Hauptachsen; der absoluten (der Achse erster Ordnung wie der relativen der weiteren Verzweigungen. Es kommt debei nicht darauf an, dass die Entwickelung der Hauptachse völlig unbegränzt sei, sondern nur darauf, dass die Zahl ihrer Zweige diejenige der Achsen dritter Ordnung einer jeden Achse zweiter Ordnung übertreffe. Centripetal ist die normale Verzweigung aller Bäume, bis zum Eintritt der Blüthezeit bei denjenigen, die eine gipfelständige Inflorescenz, oder eine Gipfelblüthe besitzen (erster Fall z. B. bei Aesculus, Rhododendron,

1) Irmisch, Morphol. d. monokotyl. Knollen-Zwiebelchen, Berlin 1850, p. 153.
2) Irmisch, Biol. d. Orchid. Taf. 2, Fig. 11.
3) Derselbe, Abh. Nat. G. Halle, 3, p. 107.
4) Irmisch, Morph. d. Zwiebelgewächse, Berlin, 1850. p. 267, 273.
5) Wydler, in Flora, 1851, p. 118.

zweiter zugleich mit dem ersten u. v. A. bei Acer, Juglans), und dauernd bei denen, deren Inflorescenzen sämmtlich lateral sind, wie Coniferen, Betula, Prunus bei normalem Wuchse; auch dann, wenn die Enden der Achsen sämmtlich durch irgendwelche Ursache verloren gehen; wie z. B. durch Abwerfen im Herbst bei Taxodium distichum. Centripetal verzweigt sind ferner alle pleurocarpen Laub- und Lebermoose (Hypneen, Frullania, Madotheca z. B.). Centripetale Verzweigungssysteme sind alle Inflorescenzen, welche ächte (vergleiche weiter unten), einfache oder zusammengesetzte Trauben, Aehren, Dolden, Köpfchen darstellen, gleichgültig ob die Achse erster Ordnung der Inflorescenz mit einer Endblüthe schliesst oder nicht. Die Traube von Berberis vulgaris ist darum nicht minder eine Traube, ebenso gut wie die von Mahonia aquifolium, obwohl die Hauptachse jener mit einer Endblüthe abschliesst, diejenige dieser durch Verkümmerung ihre Entwickelung endigt. Die zusammengesetzte Traube von Vitis vinifera, Syringa vulgaris, Fraxinus Ornus ist eine centrifugale Verzweigung, trotzdem dass alle ihre Achsen, die Hauptachse nicht ausgenommen, mit Blüthen endigen; jede Achse früherer Ordnung trägt zahlreichere Seitenachsen, als irgend eine Achse nächst höherer Ordnung. Die Inflorescenz von Panicum miliaceum ist eine Rispe, so gut wie die von Poa annua, obwohl bei Panicum alle Achsen, auch die Hauptachse, mit einer Terminalblüthe endigen, bei Poa keine.

Nichts hat so sehr die Ausbildung einer klaren Anschauung der wesentlichen Differenzen der verschiedenen Verzweigungsformen aufgehalten, als der von A. Pyr. de Candolle zuerst unternommene [1]), seither von den meisten Schriftstellern bis auf die neueste Zeit [2]) fortgesetzte Versuch, centripetal und centrifugal gebildete Inflorescenzen nach Abwesenheit oder Anwesenheit einer Gipfelblüthe zu unterscheiden; ein Versuch, von dem billigerweise die Thatsache hatte abhalten sollen, dass es traubige Blüthenstände giebt (Agrimonia Eupatorium, Campanula rapunculoides, Dictamnus albus, Triglochin maritimum), die bald mit einer Gipfelblüthe abschliessen, bald nicht [3]).

Die Auszweigung erfolgt, während der ganzen Lebensdauer des Individuum, stetig nach demselben Typus bei den meisten Algen, Muscineen, Gefässkryptogamen und Coniferen. Alle Verzweigungen der blattlosen Jungermannieen, der Riccieen und Marchantieen geschehen nach centrifugalem Typus; alle Verzweigungen der Bryopsiden, Sphagnen, Hypneen, Farrnkräuter, Rhizocarpeen, Abietineen, Taxineen und Cupressineen nach dem centripetalen. Nur bei apocarpen Leber- und Laubmoosen kommt die Aufeinanderfolge der centripetalen Verzweigung (in der Jugend der Pflanze) und der centrifugalen (von der ersten Anlegung von Archegoniengruppen ab) vor. Unter den angiospermen Phanerogamen dagegen ist es der weitaus häufigere Fall, dass im Lebensgange desselben Individuum verschiedene Formen der Verzweigung einander folgen. Das Auszweigungssystem der Pflanze wird ein gemischtes, heterogenes. Centripetale Auszweigungen sind nach centrifugalem Typus zusammengeordnet, und umgekehrt. Auch einzelne, bestimmten Functionen dienende Auszweigungssysteme, insbesondere Blüthenstände sind häufig von heterogener Bildung.

1 Organogénie, p. 398, 419. — 2 Nägeli u. Schwendtner, Das Mikroskop, 2, Lpz. 1867. p. 607.
3 Die Gipfelblüthe der Traube fehlt besonders üppig entwickelten Inflorescenzen. Bei Campanula, Triglochin ist ihre Anwesenheit Regel, bei Agrimonia, Dictamnus Ausnahme: A. Braun, d. Individuum aus Abh. Berl. Akad. 1853, p. 52.

Beispiele centrifugaler Zusammenordnung centripetaler Auszweigungen. Die Blüthenköpfchen von Dahlia, Dipsacus sind die Enden von Achsen unächt dichotomischer, zur Wickelbildung neigender Auszweigungen. Die mit einer terminalen Rispe, oder zusammengesetzten Aehre endigenden Jahrestriebe vieler perennirender Gräser bilden in ihrer Aufeinanderfolge einen Wickel (Molinia, Nardus z. B.). Ebenso die mit traubigen Inflorescenzen endenden Jahrestriebe der Convallaria majalis und Polygonatum, der Neottia ovata. Die mit Blüthentrauben abschliessenden Jahrestriebe von Orchis und Ophrys bilden eine Schraubel. — In den Inflorescenzen von Phytolacca decandra sind Trauben zu einem Wickel zusammengestellt; jede Achse vorletzter Ordnung der Inflorescenz endigt als traubiger Einzel-Blüthenstand. Die Lohden der Weinrebe schliessen jede Achse relativ erster Ordnung mit einer Ranke oder einer zusammengesetzten Blüthentraube ab. Die Blüthenköpfchen von Rhagadiolus, der meisten Scabiosen, die einfachen Dolden der Eryngien sind zu Dichasien zusammengestellt, deren spätere Auszweigungen sich als Wickel gestalten. In Schraubeln, beziehendlich in Dichasien, deren Auszweigung bald in die schraubelige übergeht, folgen aufeinander die zusammengesetzten Dolden von Torilis, Caucalis, Scandix, die Köpfchen von Senecio vulgaris[1]. Für die centrifugalen Zusammenordnungen centripetaler Auszweigungen, aber nur für diese, könnte zweckmässig der von den Brüdern Bravais vorgeschlagene Ausdruck Sarmentiden beibehalten werden.

Beispiele centripetaler Gruppirung centrifugaler Auszweigungssysteme. Die Inflorescenzen von Butomus, die reichblüthigeren der Arten von Allium, Gagea sind an einer gemeinsamen Achse dicht gedrängt stehende Einzel-Schraubeln[2]. Die Partial-Inflorescenzen von Hypericum perforatum sind Schraubeln, welche nach Art der Strahlen einer Dolde zusammengeordnet sind; die von Sambucus, Viburnum, Hydrangea sind in ähnlicher Weise zusammengeordnete Dichasien, deren Auszweigungen dritter bis fünfter Ordnung in Wickel übergehen. Zwei Wickel, welche in centripetaler Aufeinanderfolge der Hauptachse des Jahrestriebs entspringen, sind die gewöhnlichste Form der Gesammtinflorescenz der Borragineen; zwei ebenso gestellte Schraubeln diejenige der Erodien. Die Inflorescenz von Aesculus Hippocastanum, Pavia macrostachya besteht aus Wickeln, welche als Achsen zweiter Ordnung in centripetaler Aufeinanderfolge aus der Hauptachse des Blüthenstands entspringen; die Gesammt-Inflorescenzen der Labiaten aus in Wickel übergehenden Dichasien, welche zur Hauptachse des Blüthenstands dasselbe Verhältniss einhalten. Centripetal gruppirte, zu einem Köpfchen zusammengedrängte Wickel bilden die Inflorescenz von Armeria; ähnlich um die den Blüthenstand abschliessende weibliche Blüthe geordnet sind die Wickel männlicher Blüthen der Euphorbien. — Centrifugale Auszweigungen, welche centripetal zu einem Verzweigungssystem zusammen geordnet sind, können den Namen Thyrsen[3] führen.

Die Aenderung der Form der Auszweigung wiederholt sich nicht selten in einem und demselben Auszweigungssystem. So entspringen z. B. bei Cichorium Intybus aus den Hauptachsen blühender Jahrestriebe in centripetaler Folge Zweige,

---

1) A. u. L. Bravais, a. a. O. p. 13 ff.; Wydler, a. a. O. p. 321.

2) Irmisch, Morph. A. Zwiebelchen, p. 267, 273; Wydler, a. a. O. p. 443.

3) A. P. de Candolle, Organogénie, p. 417.

an denen sich in centrifugaler, schraubeliger Folge Blüthenköpfchen entwickeln: Partialinflorescenzen, deren Seitenachsen centripetal geordnet sind. Die Inflorescenz von Helichrysum arenarium trägt an der, mit einem Köpfchen endigenden Hauptachse centripetal geordnete Zweige, die centrifugal, als zur Wickelbildung neigende Dichasien, sich verästeln; jede Achse dieser Dichasien endigt als ein Blüthenköpfchen mit einer centripetalen Auszweigung.

§ 8.

Stellungsverhältnisse lateraler Sprossungen der nämlichen Achse: longitudinale Entfernung der einen von den anderen.

Zweige entstehen stets, Blätter in der Regel aus einer Achse in von unten nach oben fortschreitender Aufeinanderfolge. Die Neubildung eines Zweiges, oder einer gleichzeitig auftretenden Gruppe von Zweigen, oberhalb des letzt zuvor entwickelten geschieht in jedem Falle nach Erreichung eines bestimmten Maasses des Längenwachsthums des Achsenendes; eines Maasses, das in der Zahl der im terminalen Vegetationspunkte gebildeten Zellen (bei Sphagnum z. B. bei $^2/_5$ Stellung der Zweige und Blätter = 4 Zellen zweiten Grades), oder in der Zahl der aus ihm inzwischen entwickelten Blätter (bei den meisten Phanerogamen = 1, bei Selaginellen z. B. = 16) ausdrückbar ist. In eben solcher Weise bestimmt ist der Entstehungsort eines neu auftretenden Blattes in Bezug auf das nächstniedere, oder das nächsthöhere Blatt. Für auf einander folgende Blätter oder Zweige, welche derselben Achse angehören, sind die betreffenden Distanzen annähernd gleiche; sie differiren während des ersten Jugendzustands der Knospe nicht merklich. Wenn sie später, nach Entfaltung der Knospe, auffällig verschieden werden, so hat dies seinen Grund in ungleicher Streckung der Internodien; in den extremen Fällen im Eintritt intensiven intercalaren Wachsthums in den einen, im Unterbleiben des intercalaren Wachsthums in den anderen.

Es entspringt aus einem gegebenen Querabschnitt einer Hauptachse entweder nur eine einzige Seitenachse, ein einziges Blatt. Solche Zweige oder Blätter heissen **zerstreut** gestellte. Oder es entstehen an der Achse, in genau gleicher Höhe, mehrere Zweige, meh-

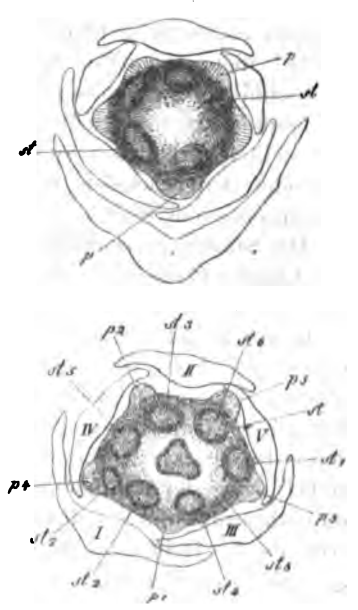


Fig. 64.

Fig. 64. Scheitelansichten zweier aufeinander folgender Entwickelungsstufen der Blüthe des Tropaeolum Moritzianum. An der oberen Figur sieht man zu unterst das querdurchschnittene Stützblatt. Die Kelchblätter, Corollenblätter (*p*) und die fünf bis dahin angelegten Staubblätter *st* sind verschieden gross, die jüngsten die kleinsten, und verschieden weit vom Centrum der Blüthenachse entfernt. An der unteren Figur, einer Knospe entnommen, deren drei Carpelle bereits angelegt sind, ist die Grössendifferenz der Petala und Stamina ziemlich ausgeglichen.

rere Blätter: die Bildung ächter Wirtel. Aechte Wirtel (= Quirle) sind Gruppen von Blättern oder Seitenachsen, deren Ursprungsstellen aus der Hauptachse in einer und derselben, zur Längslinie dieser senkrechten Ebene liegen. Eine Mehrzahl zerstreuter Blätter oder Zweige, deren verticale Distanzen sehr gering sind, kann einen unächten Wirtel darstellen. Die Differenz ist eine nur quantitative. — Ein unächter Wirtel von fünf Blättern ist z. B. der Kelch von Tilia, ein ächter solcher die Corolle derselben Pflanze. Bei Lavatera sind Kelch und Corolle beide ächte, bei Tropaeolum beide, und auch der achtgliedrige Staubblätterquirl, unächte Wirtel: alle Blattorgane der Blüthe von Tropaeolum, von den Carpellen abgesehen, entstehen in etwas verschiedener Entfernung vom Centrum der Blüthenachse und keine zwei völlig gleichzeitig (Fig. 64, S. 439).

§ 9.

Stellungsverhältnisse lateraler Sprossungen der nämlichen Achse: seitliche Entfernungen der einen von den anderen.

Neu auftretende seitliche Sprossungen ersten und zweiten Grades (Nebenachsen und Blattgebilde) einer gegebenen Achse stehen entweder genau über (oder unter) den nächst benachbarten gleichwerthigen seitlichen Sprossungen; — oder ihre Einfügungsstelle ist um einen bestimmten Theil des Achsenumfanges von der jener nächst benachbarten seitlich entfernt. Entstehen (bei Bildung ächter Wirtel) mehrere laterale Sprossungen an einer Achse in derselben transversalen Durchschnittsebene, so sind zwischen dieselben bestimmte Theile des Umfangs der Hauptachse eingeschaltet, und der Wirtel steht in einem in ähnlicher Weise festgestellten Verhältnisse zu der in verticaler Richtung nächsten seitlichen Sprossung oder dem nächsten Wirtel solcher Sprossungen, wie ein einzelner Zweig oder ein einzelnes Blatt zu seinem nächsten Nachbar.

Das Stellungsverhältniss zweier in gleicher oder verschiedener Höhe nächst benachbarter Blätter oder Zweige derselben Hauptachse wird durch den Winkel ausgedrückt, unter welchem die Medianebenen der beiden Gebilde in der Achse des diese tragenden Stängels sich schneiden. Dieser Winkel heisst der Divergenzwinkel zweier einander nächst benachbarter Blätter oder Zweige. Der zwischen seinen Schenkeln eingeschlossene Bogen des Umfangs der Hauptachse lässt sich am bequemsten als ein Bruchtheil dieses Umfanges bezeichnen: die laterale Distanz zweier einander folgender Zweige oder Blätter beträgt einen Bruch der Peripherie der Hauptachse, dessen Zähler und Nenner meist niedere Zahlen und nothwendig unter sich Primzahlen sind. — Ist der Divergenzwinkel ein anderer als die Hälfte des Stängelumfangs, so kann er sowohl durch den Bruch $< 1/2$ als durch den $> 1/2$ angegeben, und es kann eine kleine und eine grosse Divergenz unterschieden werden. Für zwei einander folgende Blätter z. B., deren oberes $3/8$ des Stängelumfangs vom nächst unteren seitlich entfernt steht, ist die kleine Divergenz $3/8$, die grosse $5/8$. Da die Bezeichnung der kleinen Divergenz die bequemere ist, soll sie im Folgenden ausschliesslich gebraucht werden.

Die Bestimmung des Divergenzwinkels einander folgender gleichwerthiger seitlicher Sprossungen derselben Hauptachse wird dadurch sehr erleichtert, dass erfahrungsmässig die grosse Mehrzahl der Seitenzweige sowohl, als der

Blätter eines und desselben Sprosses annähernd gleiche Divergenzwinkel unter sich einhalten. (Von dieser Regel machen nur die untersten seitlichen Gebilde eines gegebenen Sprosses eine häufige Ausnahme.) Wenn ein Spross eine Vielzahl von Blättern [1]) in verschiedener Höhe entwickelt, deren Divergenzwinkel den Bruchtheil $\frac{z}{n}$ des Stängelumfangs beträgt, so werden die Insertionspunkte (die Punkte, in denen die Medianlinien der Blätter die Stängelfläche schneiden) der Art vertheilt sein, dass das $n+1$te Blatt vertical über ein beliebiges erstes zu stehen kommt, von welchem aus man die Zählung beginnt. Wenn man den (von oben nach unten oder umgekehrt) 1ten, 2ten, 3ten ... $n$ten Punkt eines auf die Fläche eines Cylinders in differenten Höhen aufgetragenen Systems seitlich um die Grösse $\frac{z}{n}$ äquidistanter Punkte durch eine Linie verbindet, so ist diese Linie eine die Achse jenes Körpers umkreisende Schraubenlinie, die bis zum $n+1$ten Punkte z Umgänge macht. Legt man durch jeden der Punkte eine der Achse des Körpers parallele Linie, so kommen auf den Umfang des Körpers deren n von gleicher seitlicher Entfernung. Wird das System der Punkte weiter fortgeführt, so dass die Punkte $n+1$, $n+2$ u. s. f. bis zur mehrmaligen Wiederholung des Punktsystems 1 bis n, etwa bis zu dem Punkte $5n+1$ aufgetragen werden, so sind die Punkte in n der Achse des Stängels parallele Längsreihen (Zeilen, Orthostichen), und in eine den Stängel umkreisende Schraubenlinie (Grundwendel, Grundspirale der Stellung) geordnet. Die Anzahl aufeinander folgender Glieder (Punkte) eines solchen Stellungsverhältnisses, welche in verticaler Distanz von einem gegebenen Gliede der Stellung bis zu dem senkrecht darüber stehenden Gliede sich befindet, wird Abschnitt oder Cyclus des betreffenden Verhältnisses genannt. Jeder Abschnitt enthält in z Umgängen des Grundwendels um die tragende Achse n Glieder. Diese Stellungsverhältnisse springen an beblätterten Achsen sofort in die Augen, wenn die Anzahl der Orthostichen gering ist, und um so deutlicher, je grösser die verticalen Distanzen der einzelnen Punkte sind: so z. B. bei der Divergenz $\frac{1}{2}$ bei den Laubblättern aller Gräser und Schwertlilien; bei derjenigen von $\frac{1}{3}$ bei denen der Carices, bei der von $\frac{2}{5}$ bei Robinia pseudacacia, Sarothamnus scoparius, Jasminum fruticans. Ist die Zahl der Orthostichen gross, so bedarf es zur Bestimmung des Divergenzwinkels der Benutzung der in jedem Stellungsverhältniss, das mehr als zwei Orthostichen besitzt, hervortretenden schrägen Zeilen oder secundären Reihen der Punkte, welche bei Vielzahl der Orthostichen (z. B. an Tannenzapfen, Mammillarien) weit deutlicher in die Augen fallen, als die Orthostichen selbst, dafern der Stängel nicht den Orthostichen entsprechend verlaufende Längsrippen trägt, wie dies bei Echinocacten, Melocacten und vielen Arten der Gattungen Cereus und Rhipsalis der Fall ist. — Ist in einer Ebene ein System von Punkten in gleichen seitlichen Abständen und in verschiedenen Höhen von unter sich gleichen oder wenig differenten Entfernungen vertheilt, so bilden diese Punkte schräge Reihen, deren Zahl zu derjenigen der verticalen Reihen in bestimmtem Verhältnisse steht. Auf der Fläche eines Rotationskörpers erscheinen sie als schräge, den Körper schraubenlinig umlaufende Reihen verschiedener Neigung, Parastichen, Schrägzeilen, von denen unter sich

1) Im Folgenden soll, der Kürze halber, für »laterale Sprossungen ersten und zweiten Grades« (Zweige und Blätter) zunächst der Ausdruck »Blätter« allein gebraucht werden.

parallele in Mehrzahl vorhanden sind. Auf der von einem cylindrischen Stängel abgewickelt gedachten Aussenfläche desselben stellen sich die Punkte, die den Einfügungsstellen der Blättter oder Zweige in den Stängel entsprechen, als Systeme paralleler Schrägreihen differenten Inclinationswinkels dar, wie in Fig. 65; auf der Projection eines Kegels oder Paraboloïds (eines paraboloïdischen Stängelendes z. B.), auf eine Kreisfläche bilden sie Spiralen verschiedener Richtung und Enge der Windung, wie in Fig. 66. Wie man aus jeder Construction sich leicht überzeugt, haben alle solche Punktreihen die Eigenschaft, dass jedes einzelne Glied einer gegebenen Reihe über dem nächstniederen oder unter dem nächsthöheren (centrumnäheren oder centrumferneren) Gliede der nämlichen Reihe um eine Zone (einen zwischen zwei, durch jene beiden Punkte gelegte parallele, zur Längslinie oder Achse des Punktsystems senkrechte Ebenen eingeschlossenen Abschnitt) der die Punkte tragenden Fläche entfernt steht, welche Zone so viele Punkte enthält als Reihen von gleicher Neigung (also Parallelreihen) mit der gegebenen auf einem Querdurchschnitt der Ebene abgezählt werden können. Wenn z. B. bei irgend einem Stellungsverhältnisse die parallelen Schrägzeilen einer bestimmten Neigung in Dreizahl vorhanden sind, wie in der Figur 65 die nach rechts geneigten, so sind die Glieder der von einem beliebigen ersten Punkt aus gezählten ersten Reihe der 1te, 4te, 7te u. s. w. Punkt, die der zweiten der 2te, 5te, 8te u. s. w. Punkt, die der dritten der 3te, 6te, 9te u. s. w. Punkt. Dasselbe gilt, wie ein Blick auf die Figuren 66, 67 und folgende zeigt, für alle übrigen schrägen Reihen und Spiralen: für die steileren mehrzähligen sowohl. als für die minder steilen wenigzähligen. An jedem, nach den oben ausgesprochenen Voraussetzungen geordnetem Stellungsverhältnisse springen zwei Systeme entgegengesetzt geneigter und verschiedenzähliger Schrägreihen sofort in die Augen. Es wird dadurch zu einer leicht lösbaren Aufgabe, die Glieder des Stellungsverhältnisses sämmtlich zu beziffern.

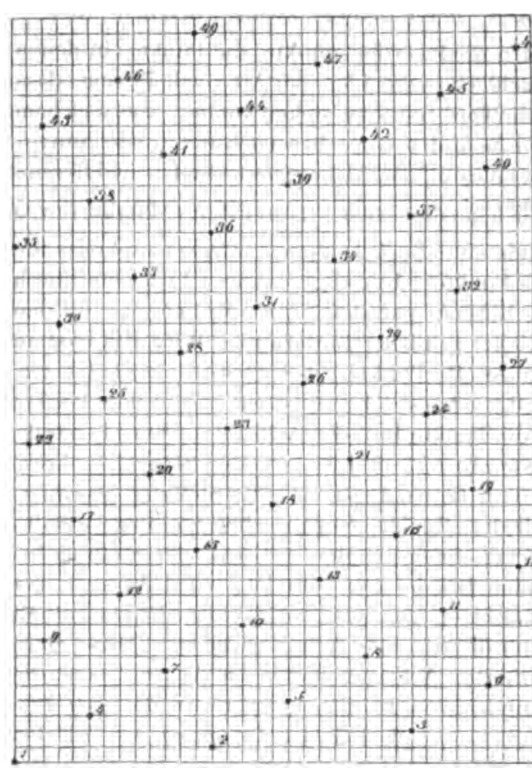


Fig. 65.

Haben die einzelnen Glieder eines Blattstellungsverhältnisses hinreichende Grösse, so kann man die Ziffern direct auf dieselben schreiben: ein bequemes Verfahren z. B. bei grösseren Coniferenzapfen oder bei Blättern eines sterilen Sprosses eines Sempervivum. Wo die Kleinheit der Objecte dies hindert, fertigt man sich zweckmässig eine Construction auf Papier, ein-

Wesentlich von der Hauptreihe der Stellungsverhältnisse verschieden sind diejenigen, deren Divergenzwinkel weniger als ein Drittheil des Stängelumfanges beträgt. Sie kommen nicht häufig vor; nur selten sind sie normal einer bestimmten Pflanzenform zugehörig; öfters finden sie sich als vereinzelte Ausnahmen an Gewächsen, deren laterale Sprossungen in der Regel nach Divergenzen der Hauptreihe angeordnet sind. Am zahlreichsten treten unter diesen Divergenzen solche von $^1/_4$ und Mittelwerthe zwischen $^1/_3$ und $^1/_4$ auf; Partialwerthe des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{3 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots\ldots}}}}$$

und Glieder der Reihe ($^1/_3$), $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$, $^8/_{29}$, $^{13}/_{47}$.

Nach $^1/_4$ stehen z. B. die Bracteen der Hauptachse der Inflorescenz von Restio erectus, Thamnochortus scariosus, nach $^2/_7$ die Blätter von Melaleuca ericaefolia Sieb., die Blätter (Stachelbüschel) von Euphorbia heptagona, die von Sedum sexangulare, die Deckblätter der weiblichen Inflorescenzen von Carex vesicaria, vulgaris Fr. und anderer Arten der Gattung; nach $^3/_{11}$ und $^5/_{18}$ nicht selten die Blätter von Sedum reflexum und die Warzen von Opuntia vulgaris. Als nicht seltene Ausnahme kommt $^5/_{18}$ Stellung bei den Zapfenschuppen der Rothtanne vor; weitere Glieder der Reihe als vereinzelte Ausnahmefälle in dicht gedrängten Inflorescenzen von Plantago-Arten, von Compositen, Betulineen und Abietineen [1].

Stellungsverhältnisse, deren Divergenz kleiner ist als $^1/_4$, treten noch seltener und vereinzelter auf, als die oben erwähnten. — Divergenzen, welche Partialwerthe des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{4 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots\ldots}}}$$

und Glieder der Reihe ($^1/_4$), $^1/_5$, $^2/_9$, $^3/_{14}$ sind, kommen vor: nach $^1/_5$ bei Arten von Costus; $^2/_9$ ist die gewöhnliche Divergenz der Entstehungsorte auf einander folgender Blätter des Lycopodium Selago [2]; spätere Glieder finden sich als Ausnahmen bei den Blättern von Lycopodien, den Blüthenständen von Betulineen, Salicineen, Aroïdeen u. s. w. Derartige Achsen zeigen bisweilen noch kleinere Divergenzen: z. B. $^1/_8$ Costus speciosus in den Laubblättern, Monstera deliciosa in der Inflorescenz, viele andere ähnliche Verhältnisse Inflorescenzen von Acorus Calamus [3] und besonders die vieler Papilionaceen, wie Trifolium, Lupinus, Galega u. v. A. Je kleiner die Divergenzwinkel (bei kurzen Internodien) werden, um so deutlicher geben sich solche Stellungsverhältnisse als Annäherungen an Wirtelstellungen zu erkennen. Würde zwischen je zweien einander folgenden Umgängen des Grundwendels eines solchen Stellungsverhältnisses, das den Zähler 2 hat, ein Stängelglied beträchtlich sich strecken, während die übrigen Internodien kurz bleiben, so würden die einander superponirten Umgänge auf den ersten Blick als alternirende Wirtel erscheinen. Häufig finden sich denn auch an derselben Pflanze neben Sprossen mit solchen schraubenlinig geordneten Stellungen seitlicher Gebilde kleiner Divergenz solche mit geradlinigen Wirtelstellungen; so hat z. B. Lupinus elegans H. B. K. in ungefähr gleicher Zahl Inflorescenzen mit alternirenden 6gliedrigen Blüthenwirteln und solche, deren Blüthen nach den Divergenzen $^2/_{11}$ oder $^2/_{13}$ stehen.

---

1) Zahlreiche Beispiele führt ausser den im Text erwähnten A. Braun an: N. A. A. C. L. 15. 1, p. 329 ff.

2) Cramer, in Nägeli u. Cr. Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 11. — 3) A. Braun, ebend. p. 381.

Bruches gegeben, welcher die Divergenz bezeichnet. Um auch den Zähler dieses Bruches in allen Fällen mit voller Sicherheit zu finden, ist es das Bequemste, die gefundenen Orthostichen durch die entsprechende Zahl von Parallellinien gleicher Entfernung graphisch darzustellen, und in dieses Liniensystem eines der steilsten der abgezählten Systeme von Schrägzeilen durch schiefe Parallellinien gleicher seitlicher Entfernung einzutragen. Die Durchschnittspunkte der beiderlei Linien entsprechen dann den Einfügungsstellen sämmtlicher Punkte in der Ebene; man hat den Aufriss des ganzen Stellungsverhältnisses übersichtlich vor sich, und kann mit Leichtigkeit ermitteln, in der wievielten Orthostiche, von einem gegebenen Punkte aus seitlich gezählt, der nächsthöhere Punkt steht und damit ist auch der Zähler des zur erschöpfenden Bezeichnung der Divergenz genügenden Bruches gefunden.

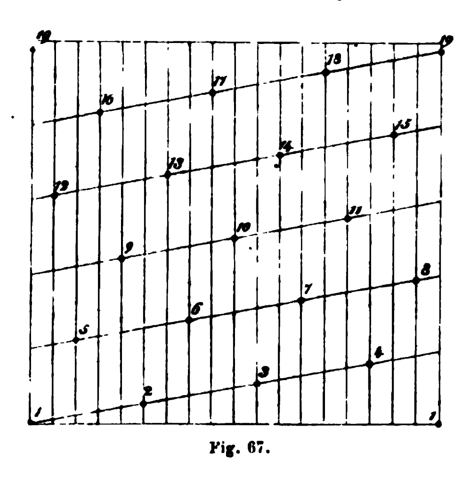


Fig. 67.

Es wird nicht überflüssig sein, diese Operation an dem Beispiele eines seltener vorkommenden Stellungsverhältnisses zu erläutern. Eine mir vorliegende Inflorescenz der Aroïdee Monstera deliciosa Schott. zeigt als augenfälligste Schrägzeilen 14 linkswendige, 17 rechtswendige und 3 linkswendige. Eine Bezifferung der einzelnen Blüthen ergiebt, dass je die 32te Blüthe über einer gegebenen ersten steht; die 14- und 17zähligen Schrägzeilen sind die steilsten überhaupt vorkommenden; die Zahl der Orthostichen ist somit 31. — Diese 31 Orthostichen sind die verticalen Parallellinien der beistehenden Fig. 68 (die 32te ist, ebenso wie je die letzte in den übrigen Schematen, die Wiederholung der ersten). In den von den 31 Interstitien dieser Orthostichen eingenommenen Raum wurden die 14 linksumläufigen (nach rechts geneigten) parallelen Schrägzeilen der Art eingetragen, dass der Anfang der ersten mit einer Blütheninsertion der ersten Orthostiche zusammenfiel, und dass die Distanz zwischen je zweien dieser Schrägzeilen $1/_{14}$ des von den 31 Orthostichen eingenommenen Raumes — des abgewickelten Stängelumfangs — betrug. Da nun jede Kreuzung einer Orthostiche mit einer

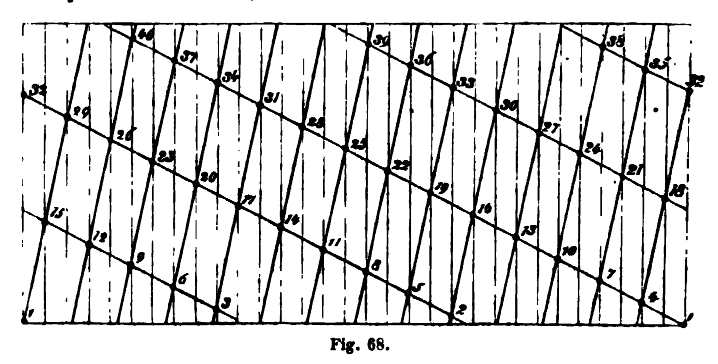


Fig. 68.

Fig. 67. Schema eines Stellungsverhältnisses nach der Divergenz $^5/_{18}$.
Fig. 68. Schema eines Stellungsverhältnisses nach der Divergenz $^{11}/_{31}$.

der schrägen Linien die Stellung einer der Blüthen ausdrückt, so ergiebt sich, dass jede nächsthöhere Blüthe der 11ten Orthostiche, von der nächsttieferen nach links gezählt, angehört; dass die Stellung der Blüthen nach der Divergenz $^{11}/_{31}$ geordnet ist, und dass der Grundwendel dieser Stellung rechtsumläufig ist. — Will man ein Stellungsverhältniss auf eine Kreisfläche projiciren, so trägt man die Orthostichen als Radien gleicher Divergenz ein, wie in Fig. 69 die 34 ausge-

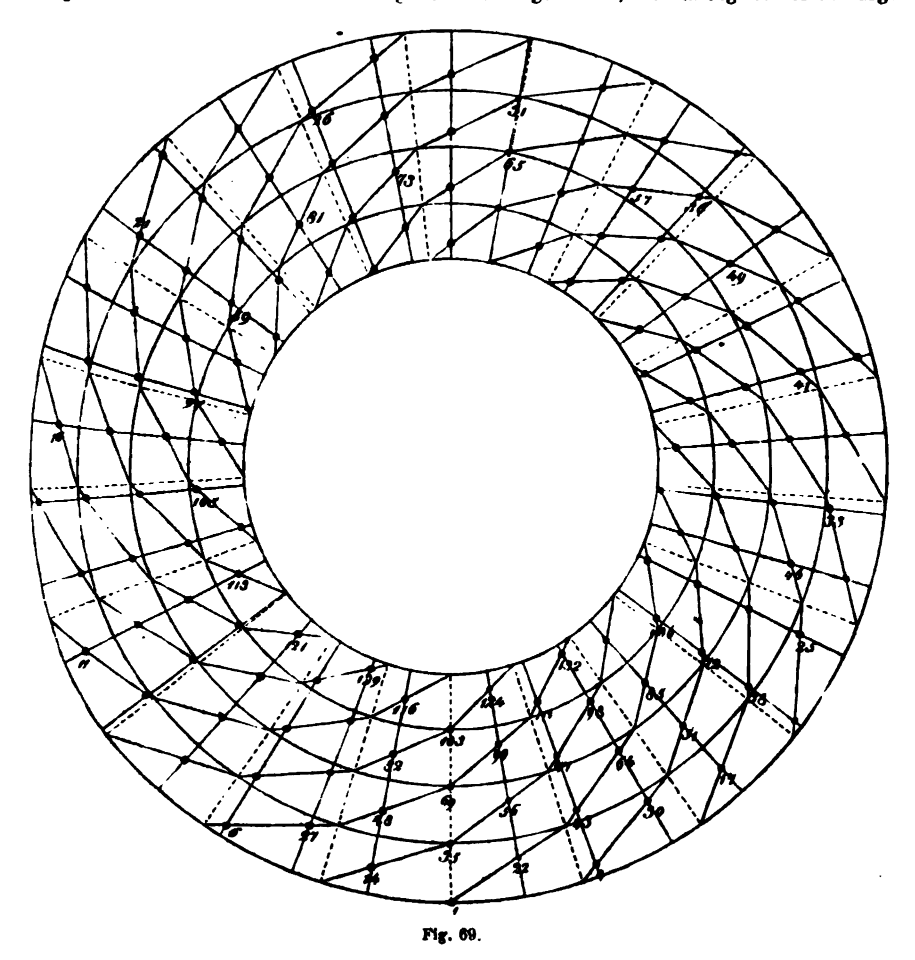


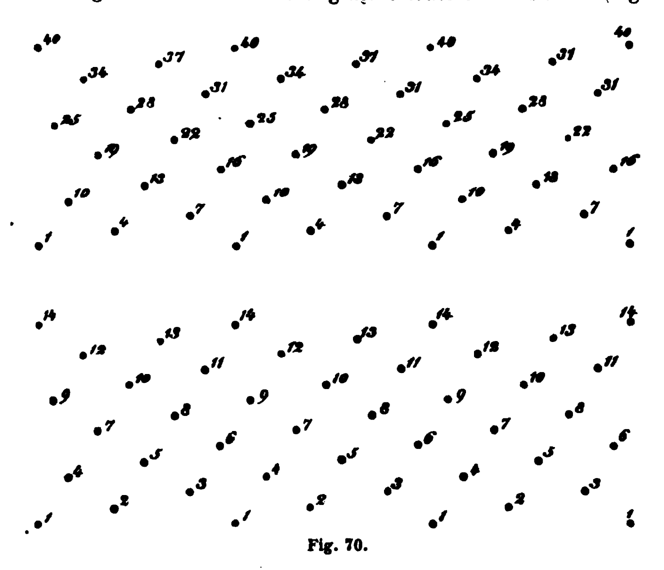
Fig. 69.

zogenen Linien. Dann theilt man den Kreis in so viele gleichgrosse Ausschnitte, als man Schrägzeilen einzutragen beabsichtigt (in Fig. 69 geschah dies durch die 21 punktirten Radien). Construirt man nun eine Anzahl zum Contour der Construction concentrischer Kreise, und zieht man von den Durchschnittspunkten jener minderzähligen Radien mit jedem der Kreise zu dem seitlich nächsten solchen Durchschnittspunkt mit dem nächst inneren Kreise gerade Linien in einer Richtung, welche dem Laufe der betreffenden Schrägzeilen entspricht, so stellen diese Linien die Chorden von Abschnitten unter sich gleichsinniger Schraubenlinien dar, welche jenen Schrägzeilen entsprechen. Der Durchschnitt jeder jener Chorden mit einer der Orthostichen kann (ohne merklichen Fehler) dem Insertionspunkt eines lateralen Gebildes gleichgesetzt werden. (Fig 69. ist die Projection des Stellungsverhältnisses der in eine plane Ebene gerückten, nach der Divergenz $^{13}/_{34}$ stehenden Schuppen des unteren Theils aufgesprungener Zapfen von Pinus Laricio, an denen 13 und 21 Schrägzeilen besonders augenfällig sind.)

Kleine Ungenauigkeiten der Zeichnung, Fehler in der Distanzirung der Liniensysteme truben nicht wesentlich das Ergebniss, dafern man nur die Schrägzeilen recht steil in die Zeichnung einträgt.

Dasselbe Resultat lässt sich auch durch Rechnung gewinnen[1]). Die Grössen, mit denen gerechnet werden muss, lassen sich aber bei verwickelteren Stellungsverhältnissen nicht mit Sicherheit unmittelbar vom Object ablesen: zu ihrer Ermittelung ist eine Construction nöthig. Wenn man aber diese ausführt, so legt sie das Wesen des Stellungsverhältnisses unmittelbar vor Augen, und man kann die Rechnung sparen.

Bei Untersuchung mancher gedrängter Stellungsverhältnisse wird man finden, dass die Zahlen der steileren Schrägzeilen entgegengesetzter Neigung nicht Primzahlen unter sich sind, sondern dass sie einen gemeinsamen Divisor haben. Die Staubblätter von Pulsatilla vulgaris z. B. sind in der Knospe Anfangs Winters deutlich in 9 und 15 entgegengesetzt geneigte Schrägzeilen geordnet. Die Bezifferung der Glieder dieser Reihen (Fig. 70, oberer Theil) ergiebt, dass das 40te Blatt über dem ersten steht; dass die steilsten Reihen die 15- und 24-zähligen sind; somit ist die Zahl der Orthostichen 39. Legt man durch diese 39 Orthostichen 9 oder 15 schräge Parallellinien gleicher Distanz, so erhält man die beistehende Construction welche auf den ersten Blick zeigt, dass hier auf gleicher Höhe der Blüthenachse mehrere Staubblätter stehen, und zwar in derjenigen Zahl (= 3), welche der gemeinsame Divisor der Zahligkeit der Schrägzeilensysteme steilster Neigung und der Orthostichen ist. Es sind hier Wirtel aus je drei, um $1/3$ des Achsenumfangs von einander entfernten Gliedern der Art gegen einander seitlich verschoben, dass jeder nächsthöhere um $5/39$ des Achsenumfanges vom nächstniederen abweicht. Es ist die Stellung nach der Divergenz $5/13$ dreimal an der gleichen Achse wiederholt (wie dies die Bezifferung in der unteren Hälfte der Fig. 70 ausdrückt). Die Construction ergiebt, dass analoge Verhältnisse überall da obwalten, wo die Zahlen von Schrägzeilen gemeinsame Divisoren haben. So z. B. bilden in den Inflorescenzen von Dipsacus Fullonum die Blüthen meist 26 und 42 Schrägzeilen entgegengesetzter Neigung; die Zahl der Orthostichen ist 68, die Stellung ist die in zweigliedrige Wirtel, welche um $13/68$ des Stängelumfangs gegen einander verschoben sind; eine Ausbildung der Stellung nach $13/34$ auf je einer Längshälfte der Inflorescenzachse.


Fig. 70.

Die überwiegende Mehrheit der im Pflanzenreiche vorkommenden Stellungsverhältnisse ist der Art beschaffen, dass eine noch weniger Zeit und Mühe in Anspruch nehmende Methode der Bestimmung derselben zum Ziele führt; und es sind diese, die gewöhnlichst vorkommenden Stellungsverhältnisse an charakteristischen Eigenschaften kenntlich, wie das Folgende zeigen wird.

---

1) Naumann, über den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung, Lpz. 1845, p. 26. — Ohlert, in Poggend. Ann. 93, p. 260.

T h a t s ä c h l i c h   i m   P f l a n z e n r e i c h e   v o r k o m m e n d e   S t e l l u n g s - v e r h ä l t n i s s e. Die Einfügung von Seitenachsen oder Blättern, die unmittelbar nach einander entstanden sind, v e r t i c a l über einander (e i n zeilig) kommt nur an Gewächsen einfacheren Baues in einiger Ausdehnung vor. Nach der Divergenz $^1/_1$, senkrecht über einander, stehen die Achsen höherer Ordnung (die letzten Auszweigungen) z. B. von Cladophora glomerata und verwandten Formen, von Plocamium coccineum. An Muscineen und Gefässpflanzen ist eine solche Stellung seitlicher Z w e i g e nirgends beobachtet; für Blätter nur an den Riccien, deren Blätter auf der Unterseite der bandförmigen Stängel in einer einzigen Längsreihe entstehen, bei vielen Arten aber später in zwei Hälften zerrissen werden[1]), und an wenigen Monokotyledonen, insofern bei Calla palustris und Triglochin palustre vertical über dem ersten, rudimentären, als Niederblatt entwickelten Blatte lateraler vegetativer Sprossen das erste Laubblatt steht[2]). Bei Weitem die meisten einander superponirten seitlichen Sprossungen der gleichen Dignität fallen nicht genau übereinander; es besteht zwischen ihnen eine Divergenz bestimmten Maasses[3]). In der Grösse dieser Divergenz besteht eine grosse Mannichfaltigkeit. Immerhin aber sind die Divergenzwinkel einander superponirter Blätter oder Zweige der meisten Pflanzen Glieder einer und derselben Reihe; der Reihe der Partialwerthe des unendlichen Kettenbruches

$$\frac{1}{2+\frac{1}{1+\frac{1}{1\ldots\ldots}}}$$

und betragen demnach (annähernd, aber nicht völlig genau, vergl. weiter unten) $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$, $^{34}/_{89}$, $^{55}/_{144}$ u. s. w.[4]) des Umfanges der tragenden Achse. Als Partialwerthe eines Kettenbruches sind die Glieder der Reihe wechselnd grösser und kleiner als ein benachbartes Glied, und es sind das 3te und die folgenden Glieder sämmtlich Grössen, welche zwischen $^1/_2$ und $^1/_3$ des Stängelumfanges in der Mitte liegen, — u n v o l l s t ä n d i g   d r e i g l i e d r i g e Stellungsverhältnisse, wechselnd näher an die Divergenz $^1/_2$ (die Divergenzen $^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$ u. s. w.) und wechselnd näher an diejenige $^1/_3$ gerückt (die Divergenzen $^3/_8$, $^8/_{21}$, $^{21}/_{55}$ u. s. w.). Die Glieder dieser H a u p t r e i h e der Stellungsverhältnisse sind Annäherungswerthe z. B. an den Bruch $\frac{17711}{46368}$ (Partialwerth des 23ten Gliedes der Reihe) und an den diesem Bruche entsprechenden Winkel von 137° 23′ 28″. — Schon die Partialwerthe $^5/_{13}$ und $^8/_{21}$ differiren um wenig mehr als 1°; diejenigen $^{13}/_{34}$ und $^{21}/_{55}$ um wenig mehr als 6′. Aus der Geringfügigkeit dieser, den Gränzen möglicher Beobachtungsfehler sich nähernder Unterschiede erhellt, wie unthunlich es ist, aus der directen Messung des Divergenzwinkels

---

1) Kny, Pringsh. Jahrb. 5, p. 371. Besonders leicht und deutlich ist dies Verhältniss an Riccia fluitans (nach Einlegung der Pflanzen in Alkohol, zur Austreibung der Luft aus den Intercellularräumen) wahrzunehmen. Hier zerreissen die Blätter nicht.

2) Döll, Rheinische Flora, p. 71. Ueber die anscheinend hieher gehörigen Fälle in der Inflorescenz von Cytisus, Amorpha u. a. Papilionaceen vgl. § 11, 14.

3) Scheinbare Ausnahmen von dieser Regel, die im Baue mancher phanerogamer Blüthen sich finden, beruhen auf dem Verkümmern einzelner Gebilde oder ganzer Kreise (Wirtel) von Blättern, oder auf Abweichungen von der gewöhnlichen und aufsteigenden Entwickelungsfolge, vgl. § 11.

4) C. Schimper, Beschreib. d. Symphytum Zeyheri, Abdr. aus Geiger's Mag. f. Pharmacie, Heidelb. 1835, p. 79.

zweier auf einander folgender seitlicher Gebilde das Maass eines complicirteren Stellungsverhältnisses zu finden [1].

Beispiele von Stellungsverhältnissen, welche der Hauptreihe angehoren: Die zweizeilige Verzweigung blattloser Achsen (mit Divergenz von $180^0 = 1/2$) ist überaus verbreitet unter den Algen; Beispiele: Vaucheria, Bryopsis, Gigartina, Laurencia, Fucaceen. Meist werden hier ächte Dichotomieen gebildet. Sie ist die einzige bekannte Verzweigungsweise der blattlosen Jungermannieen, der Marchantieen und Riccieen: als ächte Dichotomie bei Metzgeria, Aneura, als unächte bei Pellia, den Marchantieen und Riccieen auftretend. Blattlose Achsen von Farrnkräutern verzweigen sich, wenn überhaupt, in einer und derselben Ebene dichotom: so der kriechende Stamm von Pteris aquilina an alten, sehr kräftigen Pflanzen. Das Achsenende bildet fort und fort Gabeläste, von denen wechselnd der nach rechts und der nach links abgezweigte hinter dem anderen in der Entwickelung zurück bleibt. Die schwächer sich ausbildenden Gabelungen allein bringen Blätter hervor; die stärker sich entwickelnden nie. Man findet nackte, blattlose Stammenden, welche bis 20 C.M. weit über den jüngsten Gabelast vorragen, der selbst bei 5,8 C.M. Länge noch keine Anlage eines Blattes gebildet hat [2]. — Die gleiche Verzweigungsweise beblätterter Achsen, deren Blätter anderweitige Stellungsverhältnisse einhalten, zeigen viele Jungermannieen: bei Frullania, Lepidozia reptans, Madotheca u. A. stehen die Blätter dreizeilig (zwei Längszeilen von Oberblättern, eine von Unterblättern); die Seitenachsen dagegen stehen (sie richten sich nicht blos) zweizeilig alternirend. Bei Blasia pusilla kommt die gleiche Verzweigung (in der Form unächter Dichotomie) bei vierzeiliger Blattstellung vor (zwei Reihen von Oberblättern an den Rändern der platten Stängel, zwei Reihen von Unterblättern auf deren Unterseite. Die Verzweigungen liegen hier in einer Ebene, welche die Interstitien zwischen den Reihen der Oberblätter und der Unterblätter schneidet [3]). Die zweizeiligen Blätter der Unterseite der Marchantieen entsprechen den Unterblättern von Blasia; die dem Rande der blattähnlich flachen Stängel eingefügten Oberblätter fehlen hier. Die Verzweigung ist die gleiche, wie bei Blasia [4]). Zweizeilig ist auch die Verzweigung der vierzeilig beblätterten Stängel der meisten Selaginellen. — Nach der Divergenz $1/2$ sind ferner geordnet u. v. A. z. B. die Laubzweige und Laubblätter aller Gräser, die von Fagus, Celtis, Ulmus, Vitis, Tilia, der meisten Vicieen.

nach $1/3$ die Laubblätter und Laubzweige der Carices und Scirpi, die Blätter der meisten Jungermannieen;

nach $2/5$ (häufigstes Stellungsverhältniss bei Dikotyledonen) u. v. A. die Laubblätter und Zweige von Quercus, Populus, Robinia, der meisten Rosen, Borragineen;

nach $3/8$ die Laubblätter der Polytrichen (gewöhnlich), die von Parietaria erecta, Antirrhinum majus, Raphanus, Brassica, Hieracium Pilosella;

nach $5/13$ die Laubblätter der grösseren Arten von Verbascum, von Rhus typhinum, Pinus canadensis;

nach $8/21$ die Laubblätter schmächtiger Zweige und die Schuppen der meisten Zapfen von Pinus Abies L. und Pinus Picea L.;

nach $13/34$ die Laubblätter der kräftigeren Sprossen derselben Pinus-Arten; die chlorophyllosen Blätter der relativen Hauptachsen der meisten Kiefern, die Zapfenschuppen von Pinus Laricio Poir., die Blüthen in den Köpfchen von Rudbeckia;

nach $21/55$ die Blätter der Haupttriebe vieler Fichten und Tannen, die Warzen (rudimentären Seitensprossen) vieler Mammillarien (bei denen auch noch höhere Glieder derselben Reihe vorkommen), die Blattgebilde der Blüthen von Ilicium floridum;

nach $55/144$ die Bracteen und Blüthen kräftigerer Inflorescenzen von Helianthus annuus [5].

---

1) A. Braun, in N. A. A. C. L. 15, 1, p. 238.

2) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 630; — und in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 281

3) Hofmeister, vergl. Unters. p. 25. — 4) Ebend. p. 43, 48.

5) Zahlreiche weitere Beispiele bei Schimper a. a. O. p. 104 ff., und bei A. Braun, a. a. O. p. 265 ff.; Naumann a. a. O. p. 69 ff.

Wesentlich von der Hauptreihe der Stellungsverhältnisse verschieden sind diejenigen, deren Divergenzwinkel weniger als ein Drittheil des Stängelumfanges beträgt. Sie kommen nicht häufig vor; nur selten sind sie normal einer bestimmten Pflanzenform zugehörig; öfters finden sie sich als vereinzelte Ausnahmen an Gewächsen, deren laterale Sprossungen in der Regel nach Divergenzen der Hauptreihe angeordnet sind. Am zahlreichsten treten unter diesen Divergenzen solche von $^1/_4$ und Mittelwerthe zwischen $^1/_3$ und $^1/_4$ auf; Partialwerthe des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{3 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots\ldots}}}}$$

und Glieder der Reihe ($^1/_3$), $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$, $^8/_{29}$, $^{13}/_{47}$.

Nach $^1/_4$ stehen z. B. die Bracteen der Hauptachse der Inflorescenz von Restio erectus, Thamnochortus scariosus, nach $^2/_7$ die Blätter von Melaleuca ericaefolia Sieb., die Blätter (Stachelbüschel) von Euphorbia heptagona, die von Sedum sexangulare, die Deckblätter der weiblichen Inflorescenzen von Carex vesicaria, vulgaris Fr. und anderer Arten der Gattung; nach $^3/_{11}$ und $^5/_{18}$ nicht selten die Blätter von Sedum reflexum und die Warzen von Opuntia vulgaris. Als nicht seltene Ausnahme kommt $^5/_{18}$ Stellung bei den Zapfenschuppen der Rothtanne vor; weitere Glieder der Reihe als vereinzelte Ausnahmefälle in dicht gedrängten Inflorescenzen von Plantago-Arten, von Compositen, Betulineen und Abietineen 1).

Stellungsverhältnisse, deren Divergenz kleiner ist als $^1/_4$, treten noch seltener und vereinzelter auf, als die oben erwähnten. — Divergenzen, welche Partialwerthe des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{4 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots\ldots}}}$$

und Glieder der Reihe ($^1/_4$), $^1/_5$, $^2/_9$, $^3/_{14}$ sind, kommen vor: nach $^1/_5$ bei Arten von Costus; $^2/_9$ ist die gewöhnliche Divergenz der Entstehungsorte auf einander folgender Blätter des Lycopodium Selago 2); spätere Glieder finden sich als Ausnahmen bei den Blättern von Lycopodien, den Blüthenständen von Betulineen, Salicineen, Aroïdeen u. s. w. Derartige Achsen zeigen bisweilen noch kleinere Divergenzen: z. B. $^1/_8$ Costus speciosus in den Laubblättern, Monstera deliciosa in der Inflorescenz, viele andere ähnliche Verhältnisse Inflorescenzen von Acorus Calamus 3) und besonders die vieler Papilionaceen, wie Trifolium, Lupinus, Galega u. v. A. Je kleiner die Divergenzwinkel (bei kurzen Internodien) werden, um so deutlicher geben sich solche Stellungsverhältnisse als Annäherungen an Wirtelstellungen zu erkennen. Würde zwischen je zweien einander folgenden Umgängen des Grundwendels eines solchen Stellungsverhältnisses, das den Zähler 2 hat, ein Stängelglied beträchtlich sich strecken, während die übrigen Internodien kurz bleiben, so würden die einander superponirten Umgänge auf den ersten Blick als alternirende Wirtel erscheinen. Häufig finden sich denn auch an derselben Pflanze neben Sprossen mit solchen schraubenlinig geordneten Stellungen seitlicher Gebilde kleiner Divergenz solche mit geradlinigen Wirtelstellungen; so hat z. B. Lupinus elegans H. B. K. in ungefähr gleicher Zahl Inflorescenzen mit alternirenden 6gliedrigen Blüthenwirteln und solche, deren Blüthen nach den Divergenzen $^2/_{11}$ oder $^2/_{13}$ stehen.

1) Zahlreiche Beispiele führt ausser den im Text erwähnten A. Braun an: N. A. A. C. L. 15, 1, p. 329 ff.

2) Cramer, in Nägeli u. Cr. Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 11. — 3) A. Braun, ebend. p. 381.

Ein System von Punkten, welche mit einer Divergenz, die einem der späteren Glieder irgendwelcher dieser Reihen entspricht, über eine (plane oder gekrümmte) Fläche vertheilt sind, ist der räumliche Ausdruck derselben Grössenverhältnisse, welche in einem endlichen Kettenbruch entsprechenden Werthes ausgesprochen sind. Der gemeine Bruch $^{13}/_{47}$ z. B. lautet, in einen Kettenbruch verwandelt,

$$\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{2}}}}}}.$$

und seine Partialwerthe sind $^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$, $^8/_{29}$ und $^{13}/_{47}$. Diese Näherungswerthe sind in dem Stellungsverhältnisse durch die Zähligkeit der Schrägzeilen ausgedrückt, deren sich z. B. bei Linkswendung der einzähligen (des Grundwendels) vorfinden;

3 rechtswendige, 4 linkswendige,
7 ,, 11 ,,
18 ,, 29 ,,
und 47 verticale Zeilen.

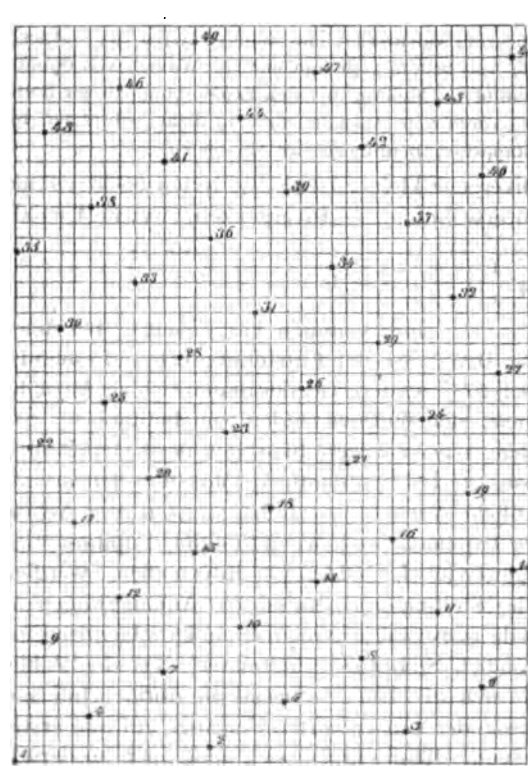


Fig. 71.

Das Stellungsverhältniss, dessen Divergenz durch den gemeinen Bruch $^{13}/_{34}$ ausgedrückt wird (Fig 71), giebt den Kettenbruch

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{2}}}}}}$$

und die Näherungswerthe desselben sind $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$ und $^{13}/_{34}$. Bei Linkswendung des Grundwendels (wie in der Figur) sind hier Schrägzeilen vorhanden,

2 rechtswendige, 3 linkswendige
5 ,, 8 ,,
13 ,, 21 ,,

Ein solches System hat die Eigenschaft, dass die Schrägzeilen von auf einander folgender Steilheit wechselnd nach zwei entgegengesetzten Richtungen geneigt sind, und dass die Summe der Coordinationszahlen der Schrägzeilen zweier consecutiver Grade von Steilheit die Coordinationszahl der nächst steileren Schrägzeilen ergiebt. Demgemäss ist nicht allein die Summe der Coordinationszahlen der beiden steilsten Schrägzeilen gleich der Zahl der Orthostichen, und somit gleich dem Nenner des Bruches der Divergenz, sondern die Zahl der steilsten Schrägzeilen giebt auch den Zähler der grossen Divergenz; die der nächststeilen den Zähler der kleinen Divergenz. Der Grundwendel der Blattstellung ist dabei der Richtung

der steilsten Schrägzeilen gleichsinnig, und derjenigen der nächst steilen Schrägzeilen, deren Coordinationszahl den Zähler der kleinen Divergenz giebt, entgegengesetzt gewunden in denjenigen Stellungsverhältnissen der Hauptreihe, deren Divergenz mehr $^1/_2$ des Stängelumfangs sich nähert ($^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$ u. s. w.); bei denjenigen Divergenzen, welche $^1/_3$ des Stängelumfangs näher kommen ($^3/_8$, $^8/_{21}$ u. s. w.) ist das Verhältniss umgekehrt.

Dem analog sind in Stellungsverhältnissen der Nebenreihen die steilsten Schrägzeilen dem Grundwendel gleichsinnig gewunden bei den Partialwerthen, welche dem ersten Gliede der Reihe näher liegen (z. B. bei $^2/_7$, $^5/_{18}$); und bei den Partialwerthen, die dem zweiten Gliede der Reihe sich annähern, ist der Lauf des Grundwendels dem der steilsten Schrägzeilen widersinnig (z. B. bei $^3/_{11}$, $^8/_{29}$).

Durch diese Verhältnisse ist ein Mittel gewährt, Stellungsverhältnisse, welche einer dieser Reihen angehören, sehr leicht und rasch sicher zu bestimmen. Wenn zwei Systeme von Schrägzeilen abgezählt, und wenn auf einem schmalen Längsstreifen des Systems die Glieder der Stellung insoweit beziffert sind, dass ein beziffertes Glied annähernd genau vertical über einem anderen bezifferten steht, so ist — wenn die Differenz der Ziffern dieser Glieder einen der Nenner der Brüche der Hauptreihe oder einen der Nebenreihen beträgt, und wenn die abgezählten entgegengesetzt geneigten Schrägzeilen Coordinationszahlen haben, welche in der betreffenden Reihe vorkommen, — ganz unzweifelhaft gegeben, dass der Divergenzwinkel der Stellung derjenige Bruch aus einer der Reihen ist, welcher die Zahl der Orthostichen zum Nenner hat.

An den Zapfen von Pinus Laricio z. B. treten für gewöhnlich 5 und 8 entgegengesetzte Schrägreihen der Schuppen am auffälligsten hervor. Man braucht nun, von einer beliebigen, als erste angenommenen Schuppe, im Zickzack aufsteigend, nur die 1te, 6te, 14te, 22te, 27te und 35te Schuppe zu beziffern, um sich zu überzeugen, dass die 14te z. B. etwas rechts, die 22te etwas weniger links von der Medianebene der ersten steht, und dass erst die Medianebene der 35ten mit der der ersten zusammenfällt. Stellung = $^{13}/_{34}$, im angenommenen Falle, bei Rechtsumläufigkeit der achtzähligen Schrägzeilen, mit Links gewundenem Grundwendel. — An manchen Zapfen von Pinus Abies L. treten Schrägzeilen der Schuppen hervor, deren Coordinationszahlen 7 und 11 sind: Zahlen, welche als Nenner in den Brüchen der ersten Nebenreihe vorkommen. Die Bezifferung der Schuppen ergiebt die Zahl der Orthostichen zu 47; Divergenz = $^{13}/_{47}$.

Das Vorhandensein einiger wechselnd geneigter Schrägzeilensysteme mit Coordinationszahlen, welche als Zähler oder Nenner in einer der Reihen vorkommen, beweist für sich allein noch nicht für das reine Vorhandensein eines jenen Reihen angehörigen Stellungsverhältnisses. Es kommen nicht selten (weit häufiger als gemeinhin angenommen wird) Stellungsverhältnisse vor, welche keiner der Reihen sich einpassen; Divergenzen z. B. $<^1/_2>^2/_5$, $<^2/_5>^5/_{13}$, $<^8/_{21}>^3/_8$ u. s. f. (Fig. 72); oder Divergenzen $<^2/_7>^3/_{11}$, $<^5/_{18}>^8/_{29}$. Bei der Mannichfaltigkeit der Bruchtheile des Achsenumfanges, welche die Glieder der Haupt- und Nebenreihen darbieten, hält es nicht schwer, solche Stellungen als schrägen, tangentalschiefen Verlauf der Orthostichen einer der bisher betrachteten Stellungsverhältnisse auszudeuten.

Jedes derartige Stellungsverhältniss kann auf mindestens zwei, einander nahe Glieder derselben Reihe bezogen werden; ist die Abweichung der Längszeilen von der Verticalen gering, auch auf mehrere. Eine $^3/_7$ Stellung z. B. lässt sich deuten als eine $^2/_5$ Stellung mit Ablenkung der Orthostichen vom Parallelismus mit der Achse innerhalb eines Abschnitts um $^1/_{35}$ des Stängelumfangs in dem Grundwendel gleichsinniger Richtung, also als Vergrösserung der Divergenz $^2/_5$ um $^1/_{35}$ der Stängelperipherie; oder als $^1/_2$ Stellung mit entsprechender Ablenkung der Längszeilen in dem Grundwendel widersinniger Richtung, somit als Verkleinerung

der Divergenz $1/2$ um $1/14$ des Stängelumfangs. Und so fort; folgende Tabelle mag einige Beispiele geben (es sind in dieser Tabelle absichtlich auch einige zur Zeit noch nicht im Pflanzenreiche aufgefundene Stellungsverhältnisse aufgenommen):

Die Stellung nach der Divergenz kann betrachtet werden

	entweder als geordnet nach			oder als geordnet nach	
$3/7$ [1]	Divergenz	$2/5$,	vergrössert um $1/35$	$1/2$,	verkleinert um $1/14$
$4/11$ [2]	,,	$3/8$,	verkleinert um $1/88$	$1/3$,	vergrössert um $1/33$
$7/18$ [3]	,,	$5/13$,	vergrössert um $1/234$	$2/5$,	verkleinert um $1/90$
$7/20$	,,	$2/5$,	verkleinert um $1/20$	$1/3$,	vergrössert um $1/60$
$11/31$	,,	$2/5$,	verkleinert um $7/155$	$1/3$,	vergrössert um $2/93$
$14/31$	,,	$1/3$,	vergrössert um $2/93$	$1/2$,	verkleinert um $3/62$
$18/47$	,,	$13/34$,	verkleinert um $1/1598$	$5/13$,	vergrössert um $1/611$
oder auch	,,	$8/21$,	vergrössert um $2/987$	$2/5$,	verkleinert um $4/235$
oder auch	,,	$3/8$,	vergrössert um $3/376$		

Fig. 72.
Schema des Stellungsverhältnisses $3/7$.

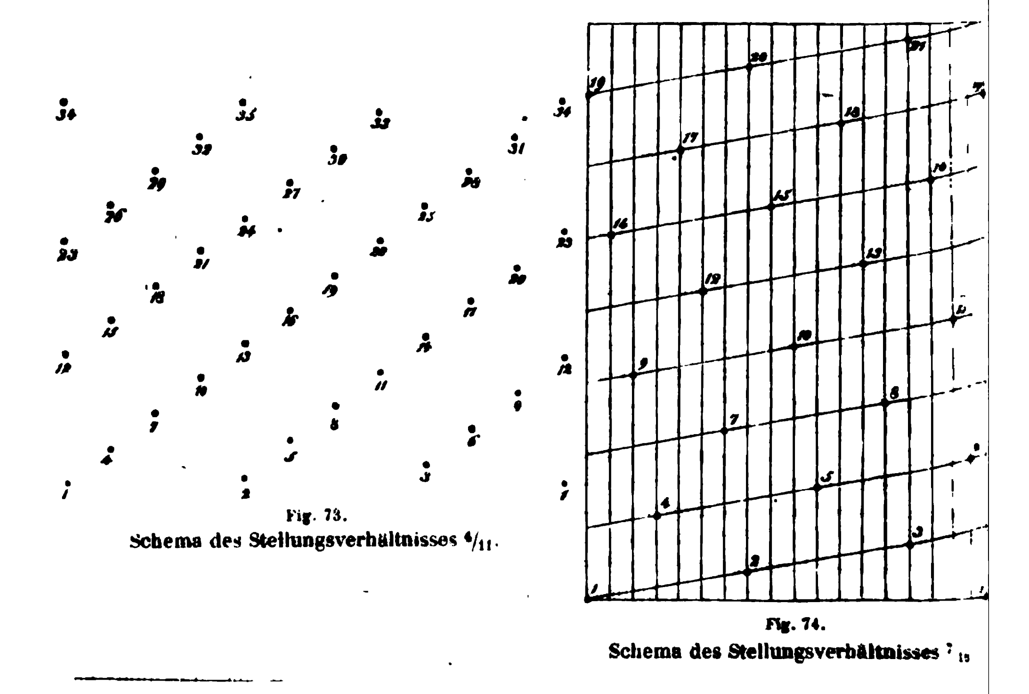


Fig. 73.
Schema des Stellungsverhältnisses $4/11$.

Fig. 74.
Schema des Stellungsverhältnisses $7/18$

1) Schema derselben Fig. 72.
2) Schema derselben Fig. 73.
3) Schema derselben Fig. 74.

In der Mehrzahl dieser Alternativen bedarf das niedrigere Glied der Reihe einer beträchtlichern Aenderung, um die geforderte Divergenz zu ergeben, als das höhere. Gleichwohl treten, in der thatsächlichen Ausbildung solcher Stellungen, weit entschiedener die Schrägzeilen hervor, welche dem Nenner des niedrigeren Glieds der Reihe gleichzählig sind. Wenigzählige Zeilen sind es, welche in allen diesen Stellungsverhältnissen, selbst bei äusserst geringer verticaler und beträchtlicher lateraler Distanz der Blätter oder Zweige am charakteristischsten hervortreten. — Die Ablenkung der Zeilen irgendwelcher Ordnung erhöht entweder, oder sie vermindert die Steilheit des Grundwendels. Damit hängt zusammen, dass bestimmte wenigzählige Schrägzeilen aufgerichtet, relativ weit von einander entfernt erscheinen. Dies ungewöhnliche Hervortreten von Schrägzeilen niederer Ordnung giebt den in Rede stehenden Verhältnissen ihr eigenthümliches Gepräge. Die auffälligsten Schrägzeilen sind z. B.

für	die	$^3/_7$	Stellung	die	2zähligen		(Fig. 72)
„	„	$^4/_{11}$	„	„	3	„	
„	„	$^7/_{18}$	„	„	3	„	
„	„	$^7/_{20}$	„	„	3	„	
„	„	$^{11}/_{31}$	„	„	3	„	(Fig. 68, S. 444)
„	„	$^{14}/_{31}$	„	„	2	„	
„	„	$^{18}/_{47}$	„	„	5	„	u. 13zähligen.

Ein Blick auf ein derartiges Stellungsverhältniss macht zunächst den Eindruck: für die

Div.	$^3/_7$	einer	Stellung	nach	der	Div.	$^1/_2$	mit	Neigung	der	Längszeilen	d.	Grundwendel	entgegen,
„	$^4/_{11}$	„	„	„	„	„	$^1/_3$	„	„	„	„	„	„	gleichsinnig,
„	$^7/_{18}$	„	„	„	„	„	$^1/_3$	„	„	„	„	„	„	„
„	$^{18}/_{47}$	„	„	„	„	„	$^2/_5$ od. $^5/_{13}$		„	„	„	„		entgegen

u. s. f. Solche Stellungen werden am Zweckmässigsten als schrägzeilige Stellungsverhältnisse der Hauptreihen bezeichnet. Gleich hier sei vorgreifend bemerkt, dass die Entwickelungsgeschichte dieser Stellungen ihre Bezeichnung als schiefzeilige niedere Stellungsverhaltnisse der Hauptreihe vollständig rechtfertigt (vergl. (§ 11) [1]).

Schrägzeilige Stellungsverhältnisse der Hauptreihe oder einer der Nebenreihen, — solche Stellungsverhältnisse also, welche einige Schrägzeilensysteme niederer Coordinationszahl in gleicher Zähigkeit mit Stellungsverhältnissen der Hauptreihe oder der ersten oder zweiten Nebenreihe besitzen, — und bei denen die Schrägheit der Längszeilen nicht ganz unerheblich ist, haben die Eigenschaft, dass bei ihnen zwei oder mehrere Systeme verschiedenzähliger Schrägzeilen gleicher Neigung auf einander folgen. So hat z. B. eine Stellung nach Div. $^7/_{18}$ mit links umläufigem Grundwendel 2 und 5 rechts-, und 3, 8 und 13 linkswendige Schrägzeilen (vergl. Fig. 73). Eine Stellung nach Div. $^{18}/_{47}$ mit rechtsumläufigem Grundwendel hat 2, 5 und 13 linksumläufige, und 3, 8, 21 und 34 rechtsumläufige Schrägzeilen.

Schrägheit der Längszeilen von Stellungsverhältnissen der Hauptreihen und der Nebenreihen. Nur selten sind die bisher betrachteten Divergenzwinkel, welche einfache Bruchtheile des Achsenumfangs sind, wie

---

1) Die Stellungen $^3/_7$, $^4/_{11}$, $^7/_{18}$, $^{18}/_{47}$ kommen einigen Gebilden ziemlich regelmässig und ziemlich genau zu. Diese Divergenzen stellen in ihren Zählern die Summe von Zähler und Nenner niedriger Glieder der ersten Hauptreihe, in ihren Nennern die Summen von Zähler und Nenner höherer Glieder der Hauptreihe dar; — z. B. $\frac{2 + 5 = 7}{5 + 13 = 18}$ oder $\frac{1 + 3 = 4}{3 + 8 = 11}$. — Darauf fussend construirte A. Braun (a. a. O. p. 300) aus der ersten Hauptreihe eine Nebenreihe $^2/_7$, $^4/_{11}$, $^7/_{18}$, $^{11}/_{29}$, $^{18}/_{47}$, $^{29}/_{76}$ u. s. w. Diese Reihe umfasst aber nicht entfernt die in der Natur vorkommenden schrägzeiligen, denen der ersten Hauptreihe genäherten Stellungen. Mehrere ihrer Glieder (so $^{11}/_{29}$) sind nur als vereinzelte Abnormitäten in der Natur gefunden. Nach alledem erscheint es nicht nöthig, näher auf die Erörterung jenes offenbar zufälligen Zusammentreffens der Zahlen einzutreten, selbst abgesehen von den Folgerungen, die aus den in § 11 dargelegten Thatsachen sich ergeben.

$^2/_5$, $^2/_7$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. f., so genau eingehalten, dass die Längszeilen wahre Orthostichen, dass sie mathematisch exact parallel der Längsachse des Stängels sind, welcher eine Vielzahl seitlicher Gebilde trägt. Die Abweichung der Längszeilen vom verticalen Verlaufe ist häufig sehr gering. Wenn ein Stellungsverhältniss nur in einem, oder in wenigen Abschnitten ausgebildet ist, dann fällt die Ablenkung nur wenig in die Augen. Sie tritt noch weiter zurück, wenn die Stängelglieder zwischen je zwei seitlichen Sprossungen beträchtlich in die Länge gestreckt sind. Aber sie wird sehr anschaulich, wenn man die horizontale Projection eines Stängels und seiner seitlichen Sprossungen (Blätter oder Zweige) darstellt; — eine Darstellung, die am zweckmässigsten durch die Führung zweier paralleler, zur Achse des Stängels senkrechter Schnitte geschieht, deren einer dicht über dem Scheitelpunkt des Achsenendes, der andere nahe darunter gemacht wird. Das so erhaltene Präparat, Spitze des Vegetationspunkts des Achsenendes und eine möglichst grosse Zahl vom Messer quer durchschnittener Blätter oder Seitenzweige, wird ohne Verschiebung vom Messer auf eine Glasplatte behufs mikroskopischer Betrachtung übertragen. Dies Verfahren hat keine praktischen Schwierigkeiten; bei dem ziemlich festen Zusammenhaften der einzelnen Theile des Querdurchschnitts einer Knospe ist es leicht, denselben von der Messerklinge auf den Objectträger herabzuschwemmen, ohne dass die Anordnung der Blätter gestört wird. Solche Objecte zeigen ganz in der Regel einen von der radialen Richtung abweichenden, steil schraubenlinigen Verlauf der Längszeilen der Blätter oder Zweige[1]. Die Ablenkung vom radialen Verlauf ist, so weit die Beobachtung reicht, ganz allgemein der Art, dass die Divergenz zweier einander folgender Blätter den späteren Partialwerthen des betreffenden Kettenbruchs angenähert wird. Die Divergenzen $^1/_2$, $^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$, $^2/_7$ werden durch Neigung der Längszeilen entgegen der Richtung des Grundwendels verkleinert; die Divergenzen $^1/_3$, $^3/_8$, $^8/_{21}$ und die der zweiten Reihe angehörigen $^1/_4$, $^3/_{11}$ u. s. w. werden durch dem Grundwendel gleichsinnige Neigung der Längszeilen vergrössert. Die Divergenzwinkel nähern sich mittleren Werthen.

In der überaus oft vorkommenden Verkleinerung der $^1/_2$ betragenden und näher an $^1/_2$ stehenden Divergenzen, in der Vergrösserung der Divergenzen von $^1/_3$ und der an $^1/_3$ sich annähernden liegt die relative (sehr bedingte) Berechtigung des Versuches der Brüder Bravais darzulegen, dass es für die meisten im Pflanzenreiche vorkommenden Stellungsverhältnisse nur einen Divergenzwinkel gebe, einen Winkel, der bemessen sei nach dem Segmente eines

1) Es beruht offenbar auf dieser Wahrnehmung die Unterscheidung, welche Nägeli zwischen 3 verschiedenen Arten (oder Stadien) der Blattstellung trifft (Beitr. z. wiss. Bot. 1, p. 40 »Die erste kommt an dem entwickelten Stängel vor, die zweite in der Knospe, sobald die Blätter sichtbar werden; die dritte berücksichtigt die Punkte, welche diese bei der allerersten der Beobachtung unzugänglichen Anlegung eingehalten haben mögen.« Indem ich auf die Erörterung eines der Beobachtung unzugänglichen Vorgangs verzichte, will ich nur bemerken, dass eine Verschiebung seitlicher Sprossungen aus dem gegenseitigen Lagenverhältnisse, welches sie innerhalb der Knospe einhielten, während der Streckung der Knospenachse in der Regel nicht stattfindet. Während aber im Querschnitt einer Knospe eine Divergenz von z. B $^{11}/_{60}$ durch Krümmung der fünfzähligen Zeilen gar sehr auffällt, erscheint bei gleichbleibenden Divergenzwinkeln die Differenz dieses Stellungsverhältnisses von einem nach $^2/_5$ geordneten nach Entfaltung der Internodien verschwindend klein, dafern nicht eine ganze Reihe von Cyclen der Stellung betrachtet wird. Man vergleiche Knospen und ausgewachsene Sprossen von Jasminum fruticans oder Sarothamnus scoparius.

Kreises $<\frac{1}{2}$, welches zum Reste des Kreises in demselben Verhältnisse steht, wie dieser Rest zum ganzen Kreise. Dieses Verhältniss ist ein irrationelles; es wird annähernd ausgedrückt durch die Proportion zur Einheit der späteren Glieder des Kettenbruchs $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots}}}$, also in Bogengraden z. B. durch 137° 30′ 28″..... Je nach geringerer oder grösserer Gedrängtheit seitlicher Sprossungen eines Stängels trete dann, so führen die Brüder Bravais weiter aus, entweder der Grundwendel oder die Längszeilen deutlicher hervor [1]. In analoger Weise wird ein anderer, constanter Divergenzwinkel (von 99° 30′ 6″...) für sämmtliche Glieder der Reihe $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$ ... aufgestellt; ein weiterer für die Reihe $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{9}$, $\frac{3}{14}$ ... u. s. f. [2]. — Es ist nicht abzusehen, was mit dieser Betrachtungsweise erreicht werden kann. Die Thatsache ist zweifellos, dass die gemeinhin mit $\frac{8}{21}$, $\frac{13}{34}$, $\frac{55}{144}$, und die mit $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$ u. s. f. bezeichneten Divergenzen in allen Fällen den ausgesprochenen Bruchtheilen des Stängelumfangs sehr nahe kommen, dass sie erheblich und wesentlich von einander verschieden sind; dass eine bequemere Bezeichnung des thatsächlichen Verhältnisses nicht gefunden werden kann. Ueber die Ursache der so auffallenden gemeinsamen Züge der Stellungsverhältnisse aber giebt die Bravais'sche Darlegung keinen Aufschluss, und es kann eine mathematische Erörterung der fertigen Zustände überhaupt keinen Aufschluss darüber geben.

Der Häufigkeit des Vorkommens der Schiefheit der Längszeilen wegen wird es nicht überflussig sein, einige Fälle zu nennen, in denen die Orthostichen mathematisch genau der Achse des Stängels parallel, und in der Projection auf eine zu dieser Achse senkrechte Ebene radial verlaufen. Dahin gehören die meisten Cacteen mit flügel- oder rippenförmigen Längsleisten des Stängels: körperlich ausgebildeten wahren Orthostichen, deren Zahl, bei Phyllocactus 2, bei Rhipsalis crispa 3, bei Cereus peruvianus 5—8 beträgt, und bei Melocacten und Echinocacten auf 13, 15, 18, 21, 24 steigt. Schiefheit dieser den Lauf der Längsreihen rudimentärer Seitenachsen bezeichnenden Rippen ist eine seltene Ausnahme. Aehnlich verhält sich Euphorbia canariensis; über den genau verticalen Verlauf der 5 oder 4 Längsreihen von Stachelwarzen ihrer blattlosen Stängel kann kein Zweifel bestehen. Aber auch bei den vielschuppigen Coniferenzapfen verlaufen die in Vielzahl vorhandenen Orthostichen der Achse genau parallel; in den meisten vielblüthigen Köpfchen von Compositen genau radial. Der Querdurchschnitt der Blattknospen von Polytrichum formosum zeigt evident, dass bei der Mehrzahl der Individuen die 8 Orthostichen der $\frac{3}{8}$ Stellung der Blätter streng radial stehen. Eine durch viele Abschnitte ausgebildete Stellung der Blätter nach $\frac{1}{2}$ mit genau der Achse paralleler Stellung der 2 Orthostichen zeigen Ravenala, Strelitzia augusta (diese mit gelegentlichen Ausnahmen) und besonders deutlich Moraea, Witsenia und viele andere Irideen; auch die Arten von Iris selbst.

Eine geringe tangentalschiefe Neigung der Längszeilen führt bei Stellungsverhältnissen, welche spätere Glieder der Haupt- oder einer der Nebenreihen darstellen, zur Ausbildung genau verticaler, abgeleiteter Längszeilen. So erscheint sehr regelmässig an den Zapfen von Pinus Cedrus eine der Divergenz $\frac{5}{13}$ entsprechende Anordnung der Schuppen durch eine Neigung der Längszeilen dem Grundwendel der Stellung entgegen, welche auf einen Abschnitt (13 Umgänge des Grundwendels) $\frac{1}{611}$ des Stängelumfangs beträgt, in die Stellung nach der Divergenz $\frac{18}{47}$ umgeändert [3]. In den meisten Fällen aber ist die Neigung der Längszeilen der Art, dass selbst innerhalb vieler Abschnitte des gegebenen Stellungsverhältnisses abgeleitete wahre Orthostichen sich nicht herausstellen.

Solche schiefzeilige Stellungsverhältnisse sind z. B.:

für die Divergenz $\frac{1}{2}$ die Blätter von Musa paradisiaca, sapientum, Cavendishii. Die zwei Längszeilen von Blättern sind dem Grundwendel entgegen geneigt, und zwar ist jedes

---

1) L. u. A. Bravais, in Ann. sc. nat. 2e sér. Bot., t. 7, p. 74. — 2) Ebend. p. 87.

3) Schimper a. a. O. p. 104; Abbild. bei A. Braun a. a. O. Taf. 16 u. 25.

8te Blatt gegen das erste um etwas weniger als $^1/_7$ des Stängelumfangs verschoben, so dass annähernd (nicht ganz) $^3/_7$ Stellung erreicht wird [1];

für die Divergenz $^1/_3$, Neigung der Längszeilen dem Grundwendel gleichsinnig die Blätter aller darauf untersuchten Arten von Carex und Pandanus. Die Verschiebung des 4ten Blattes gegen das erste ist bei Carex multiflora Mhlbg. $> ^1/_{30}$, bei Pandanus graminifolius $> ^1/_{25}$, bei Pandanus odoratissimus ziemlich genau $^1/_{20}$ des Stängelumfangs, so dass die Divergenz $^7/_{20}$ herauskommt [2]. Sie beträgt $^2/_{31}$ des Stängelumfangs an der S. 444 erörterten Inflorescenz von Monstera; steigt bis auf $^1/_{11}$ desselben zur Divergenz annähernd $^4/_{11}$, bei den Bracteen der Inflorescenz von Musa, bei Dicranum scoparium, Catharinea undulata [3], welche beiden Moose daneben (Catharinea häufiger, Dicranum seltener) eine Divergenz der Blätter von $^3/_8$

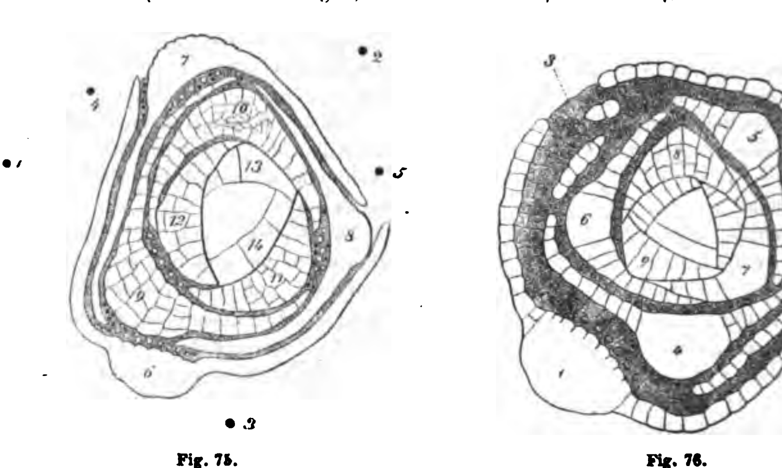


Fig. 75. Fig. 76.

oder $> ^3/_8$ (schiefzeilig nach $^3/_8$) zeigen (Fig. 76). Eine Divergenz $< ^4/_{11}$ zeigt bisweilen Polytrichum formosum (Fig. 77).

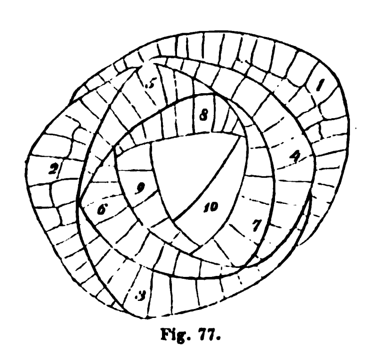


Fig. 77.

Fig. 75. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd $^4/_{11}$ stehen. Die Blätter sind ihrer Entstehungsfolge nach durch Ziffern bezeichnet; von den 5 ältesten ist nur die Lage der Mittelrippen durch schwarze Kreise angegeben. Die Segmentzellen sind am Hinterrande verbreitert. Vergr. 300.

Fig. 76. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd $^3/_8$ stehen. Die Blätter 1—9 sind durch Ziffern bezeichnet: die 8 jüngsten, der Terminalzelle angränzenden zifferlos. Das dritte Blatt von aussen her ist rudimentär geblieben. Die Segmentzellen sind am vorderen Rande verbreitert. Vergr. 200.

Fig. 77. Mittelgegend des Querdurchschnitts der Endknospe eines vegetativen Sprosses des Polytrichum formosum, dessen Blätter nach einer Divergenz $< ^4/_{11}$ stehen. Die Segmentzellen sind an den hinteren Enden verbreitert. Vergr. 500.

1) A. Braun (a. a. O. p. 304) nimmt $^3/_7$ Stellung an; ich finde das 8te Blatt nicht genau in der Lothlinie des ersten. Dass wirklich schiefzweizeilige Stellung hier vorhanden ist, lehrt die Entwickelung, wovon im nächsten §. — Uebrigens gehören die Arten von Musa zu den Pflanzen mit nicht völlig constanter Divergenz.

2) Schimper a. a. O. p. 204. — 3) A. Braun, in Pringsh. Jahrb. 1, Taf. 22.

für die Divergenz $^2/_7$: Blätter der Melaleuca ericaefolia Sieb.; Neigung der 7zähligen Zeilen dem Grundwendel entgegen, Verschiebung des 8ten Blattes gegen das erste $> ^1/_{42}$ des Stängelumfangs (Fig. 78).

für die Divergenz $^2/_5$: Blätter der Polygala myrtifolia L.; Verschiebung des 6ten Blattes gegen das erste dem Grundwendel entgegen $> ^1/_{50}$ des Stängelumfangs (Fig. 79); —

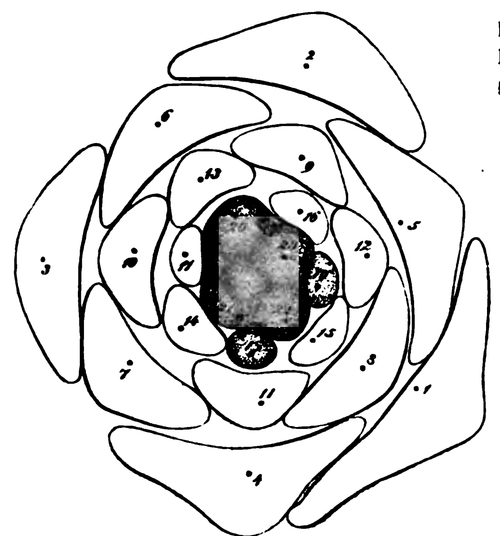


Fig. 78.

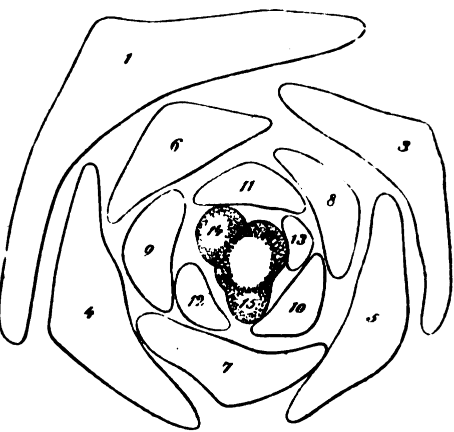


Fig. 79.

Kelch-, Kronen- und Staubblätter der Delph. Ajacis und Consolida; Verschiebung des 6ten Blatts gegen das 1te in gleicher Richtung $> ^1/_{35}$. Laubblätter der Euphorbia rigida, gleiche Verschiebung sehr regelmässig und sehr nahe an $^1/_{18}$ (Div. $^7/_{18}$); Euphorbia neriifolia.

für die Divergenz $^3/_8$. Blätter von Catharinea undulata (in der Regel), von Polytrichum formosum (bisweilen), von Prunus Avium (die Zunahme der Divergenz

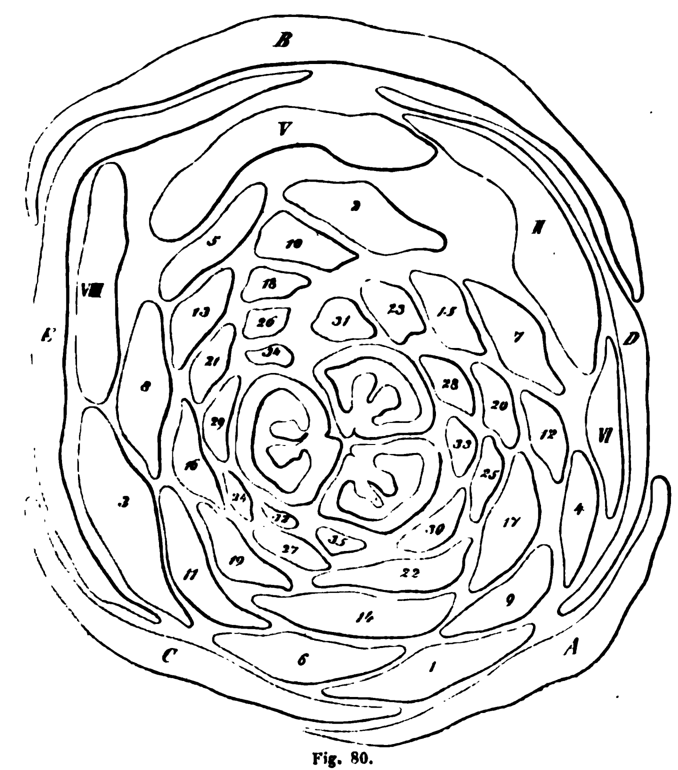


Fig. 80.

Fig. 78. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Melaleuca ericaefolia Sieb.

Fig. 79. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Polygala myrtifolia L.

Fig. 80. Querdurchschnitt einer Blüthenknospe des Delphinium elatum, kurze Zeit nach der Verflüssigung der Pollenmutterzellen durch die Filamente der

8te Blatt gegen das erste um etwas weniger als $^1/_7$ des Stängelumfangs verschoben, so dass annähernd (nicht ganz) $^3/_7$ Stellung erreicht wird [1];

für die Divergenz $^1/_3$, Neigung der Längszeilen dem Grundwendel gleichsinnig die Blätter aller darauf untersuchten Arten von Carex und Pandanus. Die Verschiebung des 4ten Blattes gegen das erste ist bei Carex multiflora Mhlbg. $>{}^1/_{30}$, bei Pandanus graminifolius $>{}^1/_{25}$, bei Pandanus odoratissimus ziemlich genau $^1/_{20}$ des Stängelumfangs, so dass die Divergenz $^7/_{20}$ herauskommt [2]. Sie beträgt $^2/_{31}$ des Stängelumfangs an der S. 444 erörterten Inflorescenz von Monstera; steigt bis auf $^1/_{11}$ desselben zur Divergenz annähernd $^4/_{11}$, bei den Bracteen der Inflorescenz von Musa, bei Dicranum scoparium, Catharinea undulata [3]; welche beiden Moose daneben (Catharinea häufiger, Dicranum seltener) eine Divergenz der Blätter von $^3/_8$





Fig. 75.

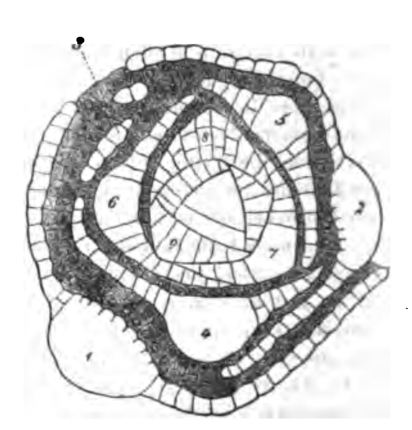


Fig. 76.

oder $>{}^3/_8$ (schiefzeilig nach $^3/_8$) zeigen (Fig. 76). Eine Divergenz $<{}^4/_{11}$ zeigt bisweilen Polytrichum formosum (Fig. 77).

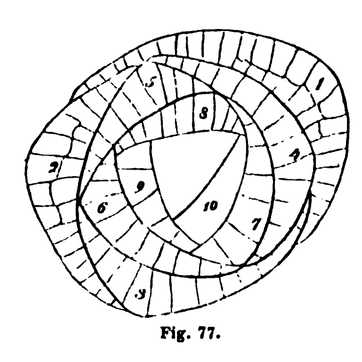


Fig. 77.

Fig. 75. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd $^4/_{11}$ stehen. Die Blätter sind ihrer Entstehungsfolge nach durch Ziffern bezeichnet; von den 5 ältesten ist nur die Lage der Mittelrippen durch schwarze Kreise angegeben. Die Segmentzellen sind am Hinterrande verbreitert. Vergr. 300.

Fig. 76. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd $^3/_8$ stehen. Die Blätter 1—9 sind durch Ziffern bezeichnet: die 8 jüngsten, der Terminalzelle angränzenden zifferlos. Das dritte Blatt von aussen her ist rudimentär geblieben. Die Segmentzellen sind am vorderen Rande verbreitert. Vergr. 200.

Fig. 77. Mittelgegend des Querdurchschnitts der Endknospe eines vegetativen Sprosses des Polytrichum formosum, dessen Blätter nach einer Divergenz $<{}^4/_{11}$ stehen. Die Segmentzellen sind an den hinteren Enden verbreitert. Vergr. 500.

---

1) A. Braun (a. a. O. p. 304) nimmt $^3/_7$ Stellung an; ich finde das 8te Blatt nicht genau in der Lothlinie des ersten. Dass wirklich schiefzweizeilige Stellung hier vorhanden ist, lehrt die Entwickelung, wovon im nächsten §. — Uebrigens gehören die Arten von Musa zu den Pflanzen mit nicht völlig constanter Divergenz.

2) Schimper a. a. O. p. 204. — 3) A. Braun, in Pringsh. Jahrb. 1, Taf. 22.

der (seitlichen) Distanz zwischen zwei Wirtelgliedern gegen einander verschoben. Diese Verschiebung [1]) beträgt bei zwei- und dreigliedrigen Wirteln sehr

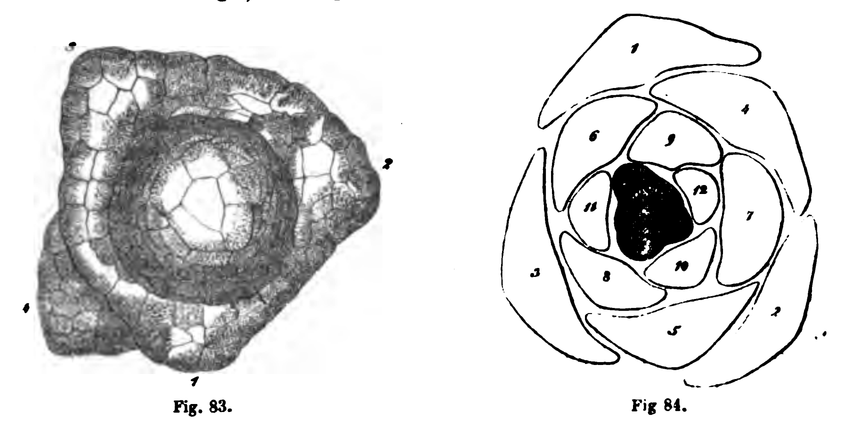


Fig. 83. Fig 84.

häufig, bei mehrgliedrigen ziemlich ausnahmslos die Hälfte des zwischen zwei Glieder eines Wirtels eingeschlossenen Bruchtheils des Achsenumfanges; die Wirtel stehen in Alternation, sie alterniren. So bei der sogenannten gekreuzten oder decussirten Stellung der Zweige und Blätter: der Einfügung der Glieder eines zwei- oder dreigliedrigen Wirtels in der Mitte der Interstitien zwischen den Gliedern des nächst höheren oder nächst niederen Wirtels, wie sie für die Laubblätter der Labiaten, Apocyneen, Asclepiadeen, Gentianeen, Dipsaceen, Rubiaceen u. A., für die der meisten Cupressineen (Cupressus, Thuja, Juniperus z. B.), für die vieler Crassulaceen und Synanthereen Regel ist. So ferner bei der Aufeinanderfolge der Blüthenblätterwirtel der ungeheuren Mehrzahl der Phanerogamen. Die Verschiebung zwei- oder dreigliedriger consecutiver Wirtel gegeneinander beträgt in manchen Fällen einen Bruchtheil der seitlichen Distanz zweier Wirtelglieder, welche durch $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$ und noch weitere Glieder der Hauptreihe der Stellungsverhältnisse ausdrückbar ist; in seltenen Fällen auch durch $^1/_4$ oder $^2/_7$.

Beispiele der Verschiebung zweigliedriger Wirtel gegeneinander um $^1/_3$: Blätter von Mercurialis perennis, Achsen 2ter Ordnung der Inflorescenz von Acer platanoïdes [2]). Um $^2/_5$: gewöhnliche Stellung der Blüthen in der Inflorescenz von Gymnadenia conopea, Plantago major, der weiblichen von Betula alba [3]), der Stachelbüschel von Echinocactus heptacanthus, Cereus candicans (an einem Exemplar des Heidelberger botanischen Gartens kommen auch Sprossen mit dreigliedrigen, um $^1/_3$ gegen einander verschobenen Wirteln vor); um $^3/_8$: Stachel-

Fig. 83. Scheitel einer Blattknospe der Pinus Cedrus (Libani) mit den 4 jüngsten Blättern, stark vergrössert.

Fig. 84. Querdurchschnitt einer Laubknospe der Pinus canadensis L.

---

sondern in merklich verschiedener Höhe über den Umfang des Achsenendes hervor. Dass die Basen je zweier Blätter verwachsen, ist nur dadurch möglich, dass zwischen diesen Blättern die Streckung der Internodien (überhaupt gering) fast ganz unterbleibt. Mit den verwachsenblättrigen Jungermannieen dürfte es sich ähnlich verhalten.

1) Prosenthese bei Schimper. Die Beibehaltung dieses, auf einer unrichtigen Voraussetzung beruhenden Ausdrucks ist unstatthaft; vergl. den Schluss des § 10.

2) A. Braun, N. A. A. C. L. 15, p. 378. — 3) Ebend.

büschel von Echinocactus corynodes, die Blätter (von Form weicher Stacheln) mancher Opuntien, Bracteen und Blüthen der männlichen Inflorescenzen von Juglans regia [1]; — um $^5/_{13}$ die Blätter des Involucrum von Centaurea scabiosa, die Blüthen der Scabiosa Columbaria; — um $^8/_{21}$ die Blüthen grösserer Scabiosen, schmächtiger Blüthenköpfe von Dipsacus; um $^{13}/_{34}$ gewöhnlich die Blüthen von Dipsacus silvestris; bei besonders starken Inflorescenzen beträgt die Verschiebung $^{21}/_{55}$ und $^{55}/_{89}$ [2]. Eine Verschiebung zweigliedriger Wirtel um $^2/_7$ des halben Achsenumfangs zeigt ein Exemplar des Echinocactus Decaisnei des Heidelberger Gartens.

Beispiele der Verschiebung dreigliedriger Wirtel. Um $^1/_2$ der schon erwähnte Cereus candicans, die Staubblätter von Rheum; um $^2/_5$ die Fruchtblätter von Anemone nemorosa [3], um $^5/_{13}$ Staub- und Fruchtblätter von Pulsatilla vulgaris (S. 446), um $^1/_4$ Stachelbüschel von Echinocactus Eyresii.

Jedes Stellungsverhältniss, welches aus einander superponirten gleichzähligen Wirteln gebildet ist, weiset Orthostichen in einer Zahl auf, die das Produkt der Gliederzahl der Wirtel, multiplicirt durch den Nenner des Bruchtheils der seitlichen Distanz der Wirtelglieder ist, um welchen die consecutiven Wirtel gegen einander verschoben sind. Decussirte zweigliedrige Wirtel bilden 4, decussirte fünfgliedrige 10 Orthostichen; zweigliedrige Wirtel, welche um $^8/_{21}$ jenes Bruchtheils gegen einander verschoben sind, bilden 42 Längszeilen; dreigliedrige Wirtel, deren Verschiebung $^5/_{13}$ beträgt, stehen in 39 Orthostichen u. s. w. Dem entsprechend ist die Zahl der Parastichen einer Aufeinanderfolge von Wirteln ein Multiplum derjenigen Zahl, welche den Parastichen eines Stellungsverhältnisses von der Divergenz zukommt, das durch den Bruchtheil des Achsenumfangs von der Grösse jener Verschiebung bestimmt wird, und der Zahl der Wirtelglieder (S. 446). Die Längszeilen der Wirtelaufeinanderfolgen sind bald der Längslinie der Hauptachse genau parallel (z. B. bei Equisetum, Casuarina, Cereus mit Wirtelstellung) bald etwas tangentalschief; und zwar ist die Neigung sämmtlicher Längszeilen in einer Reihe von Fällen gleichsinnig (so bei den decussirten Blätterwirteln der Caryophylleen, Rubiaceen, Gentianeen, Labiaten); in einer andern Reihe sind die Längszeilen der einen Längshälfte der Achse denen der anderen Längshälfte entgegengesetzt geneigt (Fraxinus, Syringa, Cupressus, Thuja, Juniperus [4]).

Trägt eine Achse einander superponirte Wirtel verschiedener Gliederzahl, und steht kein Glied des einen Wirtels genau über oder unter einem Gliede des nächst benachbarten, so ist in der Regel die Verschiebung der Glieder des einen Wirtels gegen die des anderen nach einem Bruchtheil der seitlichen Distanz der Glieder eines der beiden Wirtel bemessen. Ebenso, wenn auf ein Stellungsverhältniss mit zerstreuten, einzeln stehenden Gliedern ein Wirtel folgt, dessen eines (erstes, am frühesten über die Aussenfläche der tragenden Achse hervortretendes) Glied nicht zu dem letzten einzelnen Gliede in demselben Divergenzwinkel steht, wie diese zerstreuten Glieder zu einander. Analog geht es her, wenn auf eine Wirtelstellung ein zerstreutes Stellungsverhältniss anderer Divergenz folgt [5]. Beispiele

1) A. Braun, N. A. A.C. L. 15, p. 378. — 2) Ebend. p. 479. — 3) Ebend. p. 480.

4) Näheres über diese Verhältnisse in den §§ 11, 23, 24.

5) Es möge genügen, diese Verhältnisse hier kurz anzudeuten. Zu ihrer näheren Besprechung werden die beiden folgenden §§ und der § 23 Gelegenheit geben. Die einschlägigen Beziehungen verschiedener Stellungsverhältnisse zu einander suchte Schimper als metagogische und epagogische Prosenthese zu charakterisiren (vgl. A. Braun's Bericht in

für diese Fälle liefert in grösster Ausdehnung die Anordnung der Blattgebilde seitlicher vegetativer und blüthentragender Achsen in dem Verhältnisse der erst gebildeten, untersten Blätter, deren Divergenz meist eine einfache ist, zu den in complicirteren Stellungsverhältnissen stehenden später entstandenen, höheren Blättern.

Wenn die Stängelgürtel zwischen zweien oder mehreren, alternirenden oder um weniger als die Hälfte der seitlichen Distanz zweier Glieder gegen einander verschobenen Wirteln sehr kurz bleiben, so können die Glieder der einander nahen Wirtel bei weiterem Dickenwachsthum sich zwischen einander schieben und einen scheinbar einfachen Quirl oder Kranz bilden. Beispiele wenigliedriger solcher zusammengesetzten Wirtel sind: die aus 2 zweigliedrigen Wirteln bestehenden Perianthien von Daphne, Blumenkronen von Capparis; die aus 2 dreigliedrigen Wirteln gebildeten (sechstheiligen) Perianthien von Funkia, Triteleia, Hippeastrum und vieler Verwandten. In vielgliedrigen zusammengesetzten Wirteln stehen die Staubblätter der meisten Papaveraceen, Rosaceen, Cistineen, vieler Myrtaceen, der Capparis (vgl. § 10), die Fruchtblätter vieler Rosaceen, die von Papaver. Uebereinanderstehende zusammengesetzte Wirtel pflegen gegen einander in bestimmter Weise verschoben zu sein. So stehen z. B. die Karpelle von Potentilla intermedia in alternirenden 15gliedrigen Wirteln, deren jeder aus 3 fünfgliedrigen zusammengesetzt ist (Fig. 85).

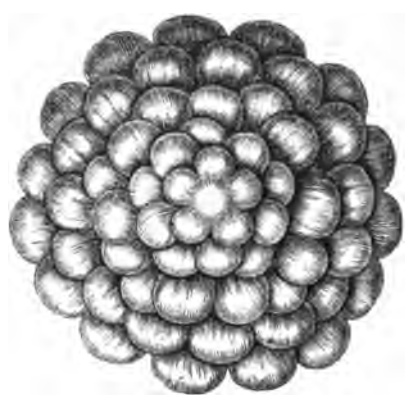


Fig. 85.

Inconstante Divergenzen. Zwar bei der grossen Mehrzahl der Pflanzenformen halten die nach einander in aufsteigender Folge entstehenden seitlichen Bildungen derselben Achse annähernd gleiche Divergenzwinkel ein; der Art, dass z. B. ein von einem beliebigen ersten aus gezähltes zweites Laubblatt einer Eiche vom ersten um $^{2}/_{5}$ seitlich divergirt, das 3te vom 2ten, das 4te vom 3ten ebenso viel u. s. f. Aber dieses Verhältniss ist durchaus kein durchgreifendes. Unter den monokotyledonen Pflanzen, deren Blätter unter Divergenzen auf einander folgen, die kleiner als die Hälfte, und grösser als ein Drittel des Achsenumfangs sind, finden sich nicht wenige, deren Blätter gar keine constanten Divergenzwinkel zeigen, bei denen die Divergenz der Blätter unstät zwischen Grössen schwankt,

Fig. 85. Mitte einer jungen Blüthenknospe der Potentilla intermedia in der Scheitelansicht. Die Blüthenachse ist mit den Anlagen der Karpella bedeckt, welche aussen in alternirenden 14gliedrigen Wirteln stehen, denen sich als vorletzter ein 10gliedriger, als letzter ein 5gliedriger anschliesst.

Flora 1835, 172 ff.). Der Ausdruck, den er für die einfachen Thatsachen giebt, insbesondere die Bezeichnung der Verschiebung durch Bruchtheile des Umfangs der ganzen Achse, ist ein sehr wenig glücklicher; der betreffende Abschnitt seiner Darstellung der schwerst verständliche seiner ganzen Blattstellungslehre.

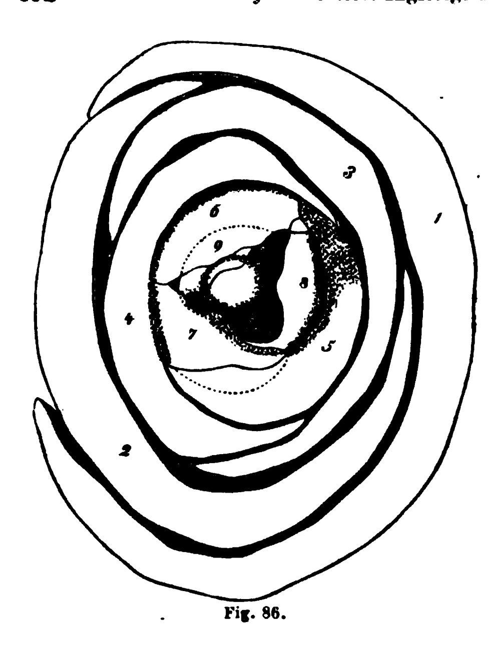


Fig. 86.

die bald nahezu die Hälfte eines Kreises erreichen, bald kaum ein Drittel desselben übersteigen. Ausgezeichnete Fälle dieser Art bieten alle darauf untersuchten Arten der Gattung Luzula dar; ferner die Liliacee Chlorophytum Gayanum (Cordyline vivipara der Gärtner). Schwankende Divergenzwinkel, doch minder grosse Abweichungen von einer nahezu $^3/_7$ betragenden Divergenz, zeigen auch die Laubblätter der Musa Cavendishii. Auch die Staubblätter vieler Begonien zeigen unstäte, sehr kleine Divergenzen (S. 463).

§ 10.

Entstehungsfolge seitlicher Sprossungen.

Seitenachsen eines Stängels entstehen in aufsteigender Ordnung; sie treten über die Aussenfläche des apicalen, stetig in der einmal eingeschlagenen Richtung den Ort verändernden Vegetationspunktes der (relativen) Hauptachse in derjenigen Reihenfolge hervor, welche der Succession der Glieder im Grundwendel des Stellungsverhältnisses der betreffenden Gebilde entspricht. Seitenachsen, welche eine Ausnahme von dieser Regel machen, fallen unter den Begriff der adventiven Sprossen (S. 421). Für Blätter gilt nicht das Gleiche; gilt es nicht, dass solche, die aus secundären oder tertiären Vegetationspunkten des Stängels entspringen, Sprossungen anderer Würde sind, als die am apicalen Vegetationspunkt gebildeten. Die Fälle sind nicht selten, in welchen dicht gedrängt stehende Blätter eine andere Entstehungsfolge einhalten, als die Anordnung der Glieder des Grundwendels der Blattstellung; in welchen höher an der Achse stehende früher über den Umfang der Achse sich erheben, als solche die derselben tiefer eingefügt sind; oder in denen innerhalb eines Wirtels der Achse gleich hoch inserirter Blätter die einzelnen Glieder desselben in anderer Ordnung sich erheben, als der Lauf des Grund-

Fig. 86 stellt den Querdurchschnitt einer Blattknospe der Luzula pediformis dar. Die Divergenzen der einander folgenden Blätter sind sehr ungleich: von 1 zu 2 fast $^1/_2$, von 2 zu 3 etwas weniger, von 3 zu 4 annähernd $^2/_5$, von 4 zu 5 kaum mehr als $^1/_3$, von 5 zu 6, von 6 zu 7 etwa $^2/_5$, von 7 zu 8 etwa $^3/_8$, von 8 zu 9 nicht viel über $^1/_3$, von 9 zu 10 fast $^1/_2$. Andere Fälle sind noch schlagender. Ich sah an Querdurchschnitten anderer Blattknospen derselben Luzula die nachstehenden Divergenzen einander folgen:

$^2/_5$, $^4/_9$, $^1/_3$, $^3/_8$, $^2/_5$, $^2/_5$, $^1/_3$, $^3/_8$, $^3/_7$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^1/_2$, $^2/_5$, $^1/_3$, $^1/_3$.

Aehnlich bei Luzula maxima und bei Chlorophytum (bei welch letzterem auch die Rollung der Blätter in ihrer Wendung unstät ist).

wendels desjenigen Stellungsverhältnisses der Hauptreihe verlangen würde, auf welches der Wirtel seiner Gliederzahl nach bezogen werden könnte. Es kommen derartige Fälle sowohl an vegetativen Blättern vor, als auch an solchen, welche als Fortpflanzungsorgane functioniren.

Hieher gehört zunächst die frühe Entwickelung von Blättern aus der einen Seite einer Achse, die späte Entwickelung gleichartiger tiefer oder gleich hoch stehender Blätter aus der entgegengesetzten Seite derselben.

Sie findet sich in anschaulichster Weise in der Entwickelung der Staubblätter männlicher Blüthen von Begonien. Diese Staubblätter stehen in der fertigen Blüthe nach mehr oder weniger ungleichen Divergenzen; ohne wahrnehmbare Regelmässigkeit bei B. heracleifolia Cham. und Schlecht., kaum regelmässiger bei B. xanthina Hook; in annähernd constant gleicher Divergenz bei B. incarnata Lk u. Otto, in den von mir untersuchten Blüthen ungefähr nach $^2/_{21}$. Die ersten Staubblätter entstehen nahe über der Insertion des hinteren oder des einen lateralen Perigonialblattes seitlicher Blüthen, und von da nach dem Ende der Blüthenachse hin über die ganze nach hinten oder zur Seite gewendete Fläche der Blüthenachse bis nahe an oder bis auf deren Gipfel (wo sie bei B. heracleïfolia und einer von Payer als B. eriocaulis bezeichneten Form rascher sich weiter ausbilden als weiter abwärts), während die nach vorn oder nach der anderen Seite gewendete Fläche des Achsenendes zunächst noch keine Staubblätter hervortreten lässt. Diese erheben sich hier erst nach Anlegung der apicalen oder nahezu apicalen, indem von den Seiten her nach vorn oder gegenüber hin die Anlegung neuer Blattgebilde vorschreitet[1]). Die Seite der Blüthenachse, an welcher die Anlegung von Staubblättern beginnt und beschleunigt sich vollzieht, ist stets die in Bezug auf die Lothlinie obere: z. B. über der Basis des hinteren, der vegetativen Hauptachse zugewendeten, der 4 Perigonialblätter an der Gipfelblüthe der als Dichasium ausgebildeten, stets lateralen Inflorescenzen; und vor dem nach rechts stehenden seitlichen Perigonialblatt der nach rechts, vor dem nach links stehenden der nach links seitlich an der in jener Blüthe endigenden Achse entspringenden nächsten Blüthe. Diese Verhältnisse lassen sich besonders leicht an den grossen ostindischen Formen, der Begonia xanthina Hook, B. rubrovenia Hook und den in den Gärten zahlreich vertretenen Mittelformen zwischen diesen welche sehr wahrscheinlich eben nur Varietäten, nicht Bastarde sind) constatiren, die Klotzsch als die Gattung Platycentrum zusammenfasste. Aehnlich verhalten sich die Resedaceen. Die Staubblätter der Meisten derselben stehen in einem einzigen, vielgliedrigen Wirtel (bei Asterocarpus sesamoïdes 13zählig, bei Reseda 18—24zählig). Auch hier ist die hintere der Hauptachse der Inflorescenz zugekehrte Seite der Achse der durchwegs lateralen Blüthen die in der Entwickelung geförderte. Schon die Kelch- und Kronenblätter erheben sich hier zeitiger über die Peripherie der Achse, als an deren Vorderseite; und von den Staubblättern sind bei Reseda odorata schon 8—10, bei Asterocarpus 5—7 aus der hinteren Hälfte der Blüthenknospe hervorgetreten, während deren vordere Hälfte noch ohne Staubblattanlagen ist. Die Entwicke-



Fig. 87.

Fig. 87. Seitenansicht des Endes einer durch einen medianen Längsdurchschnitt halbirten jungen männlichen Blüthenknospe der Begonia xanthina Hook. Links, vor dem hinteren Perigonialblatt, dessen basilares Stück nur gezeichnet ist, hat die Anlegung von Staubblättern begonnen; sie ist bis zur gegenüber stehenden Kante eben vorgerückt.

1) Payer, Organogénie Taf. 92, Fig. 4—9, Beg. eriocaulis. Payer giebt an, dass bisweilen auch die umgekehrte, auf der Vorderseite beginnende Entstehungsfolge eintrete (Fig. 5); mir kamen derartige Fälle nicht vor.

lung schreitet auch hier von hinten nach vorn an beiden Seiten gleichmässig vor. Auch die Karpelle, 4 bei Reseda, 5 bei Asterocarpus, zeigen dieselbe Reihenfolge des Hervortretens[1].

Einseitige Beschleunigung der Entwickelungsfolge in umgekehrter, vom (häufig fehlenden) Stützblatte nach der Hauptachse hin fortschreitender Richtung kommt den Blattgebilden der Blüthen der Papilionaceen zu. Das Stützblatt wird, wenn überhaupt, erst *nach* dem Auftreten der Blüthenachse angelegt, mit welcher es häufig weithin verwächst (bei Cytisus Laburnum z. B.). Das an der Blüthenachse zuerst auftretende Kelchblatt ist das median nach vorn, über dem Stützblatt stehende[2]. Demnächst bildet sich gleichzeitig rechts und links von diesem ein Kelchblatt. Die beiden vorderen Petale werden bemerklich, noch ehe die beiden hinteren Kelchblätter sich über die Fläche der Blüthenachse erhoben haben. Das median vorn stehende Staubblatt des äusseren Kreises ist das zuerst entstehende; das median nach hinten stehende des inneren Kreises das zuletzt sich bildende (Fig. 88. 89 und 92, S. 466).

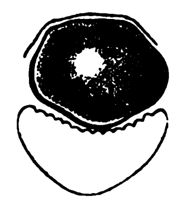


Fig. 88.

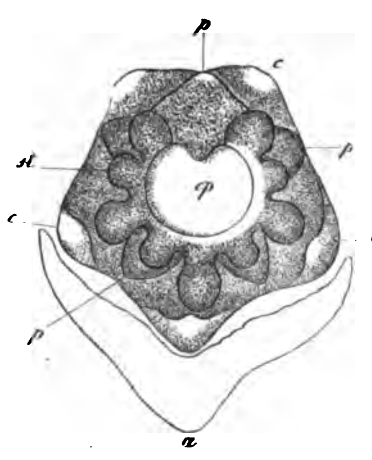


Fig. 89.

Wesentlich ähnlich verhält sich die Entstehungsfolge der Blattgebilde der Cruciferenblüthe. Ist die Blüthenachse durch ein Blatt gestützt (was selten der Fall), so tritt dieses erst nach der Erhebung der über ihm stehenden Seitenachse über den Umfang des Vegetationspunkts der Inflorescenz-Hauptachse hervor. Das erste Blatt der Blüthenachse ist das median nach vorn stehende Kelchblatt. Nach ihm entwickeln sich zunächst die beiden seitlichen; dann erst das hintere[3], (dessen Basis weiterhin rasch sich verbreitert, so dass sie die hinteren Seitenränder der seitlichen Kelchblätter deckt). Die zwei vorderen, rechts und links vom ersten Kelchblatt stehenden Glieder des vierzähligen Wirtels der Kronenblätter erscheinen vor den hinteren.

Es tritt öfters die Erscheinung ein, dass nach Anlegung eines oder einiger Wirtel von Blättern, mit deren Hervorbringung die Entwickelung der betreffenden Achse abschliesst, unterhalb der Einfügungszone des untersten dieser Blattkreise ein Gürtel der Stängelachse in den Zustand eines tertiären Vegetationspunktes übergeht, und Blattgebilde in Anzahl producirt; entweder in aufsteigender oder in absteigender Folge. Solche *eingeschaltete Blattgebilde* halten in ihrer Stellung

Fig. 88. Scheitelansicht einer jungen Blüthenknospe des Astragalus asper Jacq. Die drei nach vorn gerichteten Kelchblätter sind die einzigen bis dahin gebildeten Blattgebilde der Blüthe.

Fig. 89. Scheitelansicht einer älteren Blüthenknospe derselben Pflanze. Die beiden hinteren, zuletzt entstandenen Kelchblätter sind noch sehr klein; das median hinten stehende Kronenblatt (die Fahne) hat bereits sein starkes Wachsthum in die Breite begonnen; das über diesem stehende Staubblatt ist noch nicht angelegt. Das Fruchtblatt, dessen Entwickelung derjenigen der Staubblätter weit vorauseilt, ist nahe über seiner Basis quer durchschnitten

1) Payer a. a. O. Taf. 39, 40. — 2) Payer, Organogénie, p. 518, Taf. 104.

3) Diese Thatsache ist bereits von Payer bemerkt: Organogénie, Taf. 44, Fig. 3, 4. Die übrigen im Vorstehenden gemachten Angaben über die Entwickelungsgeschichte der Cruciferenblüthe wird eine demnächst erscheinende Arbeit Wretschko's im Einzelnen belegen.

sehr regelmässige Divergenzen ein. Dieser Vorgang hat eine weite Verbreitung im Bildungsgange der Blüthen der Phanerogamen.

So bei der Bildung der Cupula von Quercus. Zur Zeit, da die Antheren der männlichen Blüthen stäuben, stehen die weiblichen Blüthen von Quercus Robur (sessiliflora und pedunculata), von Q. rubra und Q. Cerris von nur einem oder zwei wenigzähligen Wirteln von Hochblättern umgeben, welche später an der Basis der Cupula sich finden, in den Achseln ihrer Bracteen. Die 3 Perigonialblätter sind vollständig, die 3 Karpelle in ihren oberen, Griffel und Narbe bildenden Theilen ausgebildet. Zwischen der Basis der Blüthe und den wenigen (bei Q. Robur sessilifl. 5 bis 5 + 3) Blättern an der Basis der Cupula ist ein Ringwulst aus kleinzelligem Gewebe im Zustand des Urparenchyms eingeschaltet, aus welchem nach erfolgter Bestäubung die ganze blattreiche Cupula sich entwickelt (Fig. 90). Zunächst beginnt in diesem Ringwall, und zwar in der ringförmigen Gewebspartie, welche durch zwei zur Blüthenachse einwärts geneigte, durch seine innere und äussere Gränze gelegte Parallelebenen (Kegelmäntel) begränzt ist, intercalares Wachsthum und Zellvermehrung; an der nach Aussen gewendeten Böschung des

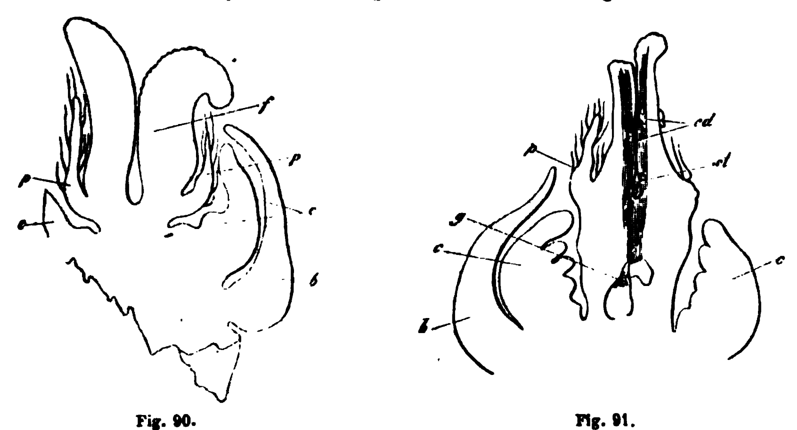


Fig. 90. Fig. 91.

Walles um vieles beträchtlicher als an der in inneren. Der Ring verwandelt sich binnen 3 Wochen in eine tief schüsselförmige Krause, welche die Blüthe umgiebt, und aus ihrer Innenfläche in von Aussen nach Innen aufsteigender, s c h e i n b a r von Oben nach Unten absteigender Ordnung fort und fort neue Blätter entwickelt (Fig. 91). Weiterhin steigert sich das, bis dahin an der Basis der Krause stetig fortdauernde, Wachsthum der jungen Cupula an deren Innenfläche weit über das der Aussenfläche; jene wird nach aussen gestülpt, so dass die jeweilig jüngsten Blättchen der Cupula auf deren freien oberen Rand zu stehen kommen. — Nach Innen von den die Cupula umstehenden 5 Hochblättern ordnen sich die neu entstehenden Blättchen der Cu-

Fig. 90. Längsdurchschnitt einer weiblichen Blüthe der Quercus Robur L. sessiliflora zur Blüthezeit, Mitte Mai. *b* Bractee; *c* Anlage der Cupula (rechts sind erst 3, links erst 2 der Blättchen derselben angelegt); — *p* Perianthium; *f* Pistill; die 3 Karpelle, welche dasselbe zusammensetzen, sind an den Seitenrändern verwachsen, einen engen axilen Kanal zwischen sich lassend. Die Fruchtknotenhöhle ist noch nicht angelegt. Vergr. 20.

Fig. 91. Medianer Längsdurchschnitt einer weiblichen Blüthe derselben Eiche, drei Wochen nach der Bestäubung. *st* der (nicht als Leiter der Pollenschläuche functionirende) Griffelkanal; *cd* Gewebstränge im Innern der Karpelle innerhalb deren die Pollenschläuche herabsteigen; *g* Fruchtknotenhöhle (ein Fach links ist median durchschnitten; rechts ist die Scheidewand getroffen, welche die beiden anderen Fächer trennt; da dieselbe unvollständig ist, sieht man den, den 3 Fächern gemeinsamen dreilappigen Raum). Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in vorhergehender Figur. Jederseits sind 6 Blättchen der Cupula angelegt. Die Umstulpung der inneren Fläche der Cupula hat noch nicht begonnen. Vergr. 10.

pula so ein, dass sie alternirende vielgliedrige Wirtel, meist mit merklicher tangentalschiefer Neigung der Längszeilen (S. 460) bilden. Die später sich bildenden Wirtel nehmen an Gliederzahl zu. Die Blättchen stehen am oberen Theile der Cupula meist nach Divergenzen, deren Zähler 2, deren Nenner eine hohe Ziffer ist, z. B. nach $^2/_{35}$. — Fagus und Castanea verhalten sich ähnlich, nur dass bei ihnen die junge Cupula von Anfang an neue Blätter an der Aussenseite ihres freien Randes hervorbringt; die bei Quercus Robur vorkommende Umstülpung der jungen Cupula findet hier nicht statt [1]).

In minder augenfälliger Weise kommt die Anlegung höher oder weiter nach Innen stehender Blattkreise vor dem Hervortreten tiefer stehender Blattwirtel bei vielen Blüthen dikotyledoner Gewächse dadurch zur Erscheinung, dass die Fruchtblätter in einem Zeitpunkte auftreten, zu welchem die Vollzahl der Staubblätter noch nicht über die Fläche der Blüthenachse sich erhoben hat. So erscheinen bei Tropaeolum majus und Moritzianum die drei Karpelle schon nach Bildung der äusseren 5 der 8 Staubblätter. Bei allen Rosaceen mit zahlreichen Staubblättern treten die untersten Wirtel von Karpellen lange vor den innersten Staubblattwirteln auf (vergl. die Abbildungen von Rosa, einige Seiten weiter); so bei Rubus, Potentilla, Rosa. Gleiches gilt von den Myrtaceen mit zahlreichen und unzweifelhaft in Wirteln stehenden Staubgefässen: Punica, Eucalyptus [2]). In allen diesen Fällen geschieht das Auftreten der eingeschalteten Blattkreise in aufsteigender, von Aussen nach Innen fortschreitender Folge. — In sehr ausgezeichneter Form eilt ferner bei den Papilionaceen die Bildung des einzigen Karpells derjenigen eines Theils der Kelch- und Kronenblätter, sowie sämmtlicher Staubblätter voraus. Das Karpell erhebt sich aus (oder genauer neben) dem Scheitel der Blüthenachse schon nach Anlegung der drei vorderen Kelchblätter, noch vor derjenigen der beiden vorderen Petala, und erreicht eine, alle andern Blattgebilde der Blüthe weit überragende Länge, lange bevor sämmtliche Stamina angelegt sind (Fig. 92) [3]).

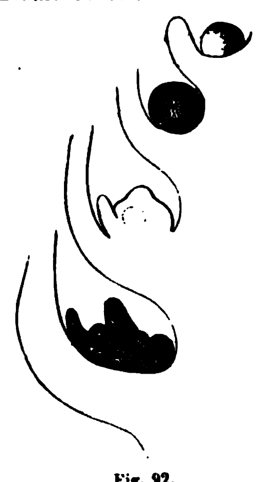


Fig. 92.

Die schlagendsten bis jetzt bekannten Beispiele der umgekehrten, von oben nach unten fortschreitenden Entwickelungsfolge mehrerer Blattkreise, welche auf einem zwischen bereits

Fig. 92. Längsdurchschnitt der einen Seite des knospenden Inflorescenzgipfels des Astragalus asper Jacq. Die Achsen der beiden obersten Blüthen, welche von Aussen gesehen werden, tragen noch keine Blätter. Die der dritten (von oben) ist durch den Schnitt halbirt. Das vordere Kelchblatt ist median getroffen; die Lage des einen seitlichen Kelchblatts, welches auf der der Schnittfläche abgewendeten Seite der Blüthenachse bis jetzt allein sich entwickelt hat ist durch punktirte Linien angedeutet. Das dicke Karpell erhebt sich bereits aus der Blüthenachse. An der untersten, von Aussen gesehenen Blüthe ist das Karpell schon lang, während noch kein Staubblatt sichtbar ist.

1) Diese Darstellung der Entwickelung der Cupula beruht auf 1855 und 56 angestellten Untersuchungen, deren Ergebniss ich damals schon mehreren mir bekannten Botanikern mittheilte, unter Andern auch Schacht. In dessen Buche »der Baum«, 2. Aufl. 1860, p. 263. findet sich denn auch die erste richtige Andeutung über die Bildungsweise der Cupula; in der ersten Auflage desselben Buchs, 1853, findet sich p. 271 die früher allgemein gehegte Ansicht ausgesprochen, die Cupula sei aus zahlreichen, am Grunde verwachsenen Blättchen gebildet.

2) Payer, Organogénie, Taf. 98, Taf. 99, Fig. 19. In Betreff des unzweifelhaften Vorhandenseins zahlreicher Staubblatt**wirtel** (nicht zusammengesetzter Staubblätter) bei diesen Myrtaceen vergleiche die Anmerkung zur Entwickelungsgeschichte der Staubblattstellung der Rosaceen weiter unten.

3) Angedeutet schon in einer Abbildung Payer's: Organogénie, Taf. 104, Fig. 21. Im Text (p. 518) ist das interessante Verhältniss auffallender Weise ausdrücklich geläugnet.

angelegte Blätter eingeschalteten, in den Zustand eines Vegetationspunktes zurück kehrenden Gewebegürtels der Achse entstehen, bietet die Entwickelung der zahlreichen Staubblätter von Cistus und von Capparis spinosa [1]. Kurz vor dem ersten Hervortreten des Kreises von fünf Fruchtblättern werden nahe am Scheitel der hochgewölbten Blüthenachse von Cistus die obersten 5 nach $^1/_5$ Divergenz stehenden Staubblätter sichtbar, in deren Interstitien bald 5 andere, kaum tiefer stehende, sich einschieben, mit jenen einen 10gliedrigen zusammengesetzten Wirtel bildend (Fig. 93, obere Figur). Hierauf wird unter diesem ersten Wirtel ein zweiter, mit jenem alternirender 10gliedriger Wirtel angelegt; nach diesem ein dritter, dessen Glieder ziemlich genau

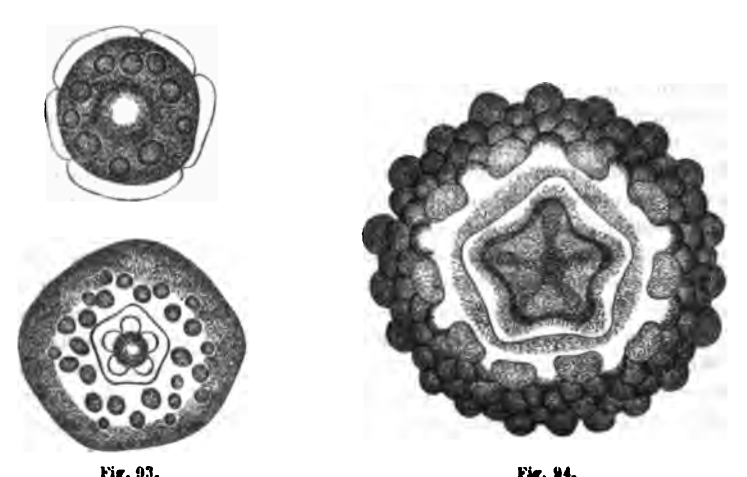


Fig. 93. Fig. 94.

unter denen des ersten stehen (Fig. 93, untere Figur). Weiter abwärts bilden sich in absteigender Folge noch 4—5 20gliedrige zusammengesetzte Wirtel, unter sich alternirend, deren oberster je ein Blatt unter einem, und je eines zwischen zweien Blättern des ihm superponirten 10gliedrigen Wirtels stehen hat (Fig. 94). Dem analog verhält sich der Entwickelungsgang der zahlreichen Staubblätter von Capparis. Nur sind die beiden zuerst auftretenden, obersten Wirtel alternirend 4gliedrig. Sie bilden einen zusammengesetzten 8gliedrigen Wirtel, unterhalb dessen weitere, mit ihm alternirende, 8- und 16gliedrige Wirtel in absteigender Folge entstehen [2]. Mit der Entwickelung der Staubblätter der Ternstroemiaceen, insbesondere derer der Camellien, verhält es sich derjenigen der Cisten analog [3].

Die Einschaltung nur eines oder nur zweier Wirtel unterhalb der Einfügung eines bereits gebildeten Blattwirtels kommt in den Blüthen noch zahlreicherer Pflanzenformen vor. Bei den Hypericineen mit fünf zusammengesetzten Staubblättern, wie Hypericum calycinum, H. hircinum wird nach den fünf Kelchblättern ein Wirtel von 5, mit den Kelchblättern alternirenden

Fig. 93. Oben: Scheitelansicht einer jungen Blüthenknospe, deren Achse dicht über der Insertion der (in der Zeichnung somit nicht sichtbaren) Kelchblätter durchschnitten ist. Zu Aeusserst die 5 Kronenblätter; im Centrum ein Kreis von 5 Staubblattanlagen, unter dem ein zweiter, mit ihm alternirender solcher Kreis in Bildung begriffen ist. — Unten: Scheitel einer etwas weiter entwickelten Blüthenknospe, die dicht über der Einfügung der Kronenblätter durchschnitten ward. Die 5 Karpelle sind angelegt; 2 zusammengesetzte 10gliedrige Wirtel sind vollständig gebildet, ein dritter noch in der Anlegung begriffen.

Fig. 94. Aehnliches Präparat eines weiter entwickelten Zustandes. Das Pistill ist mehr über der Basis quer durchschnitten.

---

1) Payer, Organogénie, Taf. 41, Fig. 5—16. — 2) Ebend. Taf. 3, Fig. 4—8, 10, 13—25.
3) Ebend. Taf. 134.

Staubblatt-Anlagen gebildet. Dann erst treten die fünf Kronenblätter auf, unterhalb jedes Staubblatts eines. Sie sprossen hervor aus einer Zone der Blüthenachse, welche ein intercalares Wachsthum und intercalare Zellvermehrung zeigt[1]. Ebenso bei Tilia. Bei den Oxalideen, Geraniaceen, Zygophylleen[2]) wird nach Anlegung des inneren, mit den Kronenblättern alternirenden 5gliedrigen Staubblattwirtels ein 5gliedriger Blattkreis zwischen diesen und den Kronenblättern eingeschaltet. Die Glieder dieses Kreises bilden sich bei Zygophyllum, Tribulus, Oxalis, Geranium, Pelargonium zu Staubblättern aus, bei Erodium entwickeln sie sich zu schmalen blumenblattähnlichen Bildungen. Bei der Geraniacee Monsonia ovata, bei der Zygophyllee Peganum Harmala wird unterhalb des inneren 5gliedrigen Staubblattkreises nachträglich ein 10gliedriger gebildet, von dessen Gliedern je ein Paar vor einem der Kronenblätter steht[3].

An diesen Hergang schliesst sich die Entwickelung des Kelches der Compositen, Dipsaceen, Valerianeen und Rubiaceen an. Ihnen Allen ist es gemeinsam, dass die Blätter des Kelches später — meist viel später — über die Aussenfläche der Blüthenachse sich erheben, als die Kronen-, Staub- und Fruchtblätter[4]. Bei reichster Ausbildung des Kelchs von Compositen besteht derselbe aus mehreren, einander superponirten, vielgliedrigen, unter sich alternirenden Wirteln: z. B. 25gliedrigen bei Centaurea Scabiosa. Der oberste solcher Wirtel sprosst erst dann hervor, wenn die Corollenzipfel sich zusammeneigten, die Corollenröhre schon eine beträchtliche Länge erreichte. Die tiefer stehenden 2 oder 3 entwickeln sich in absteigender Folge. Der oberste Wirtel bildet sich zu den Schüppchen, die untersten zu den Haaren der Samenkrone aus[5]. In den meisten Fällen bilden die Kelchblätter nur einen einzigen, spät auftretenden Wirtel: so der vielgliedrige der Hieracien[6], der etwa 15gliedrige von Sonchus[7], der 10gliedrige der Centaurea Jacea[8], der 5gliedrige von Bidens[9]. In den anderen Familien kommen nur einreihige Kreise spät auftretender Kelchblätter vor: 20gliedrig bei Dipsacus, 15gliedrig bei Centranthus, 5gliedrig bei Succisa, 4gliedrig bei Rubia[10].

Dass die Kelche der genannten Familien aus Wirteln wirklicher Blattgebilde bestehen kann keinem Zweifel unterliegen, wenn man die hohe Ausbildung derselben bei Formen wie Scabiosa, Sphenogyne, Leucanthemum, Tanacetum, Valerianella ins Auge fasst. Der von Buchenau gegen ihre Deutung als Blätter erhobene Einwand — ihr Auftreten nach der Entwickelung höher stehender Blattwirtel[11], — wird hinfällig durch die bei Cupuliferen, Rosaceen, bei Cistus und bei Capparis vielfältig constatirten Fälle des Auftretens tiefer stehender unzweifelhafter Blattwirtel nach dem Auftreten höhe-

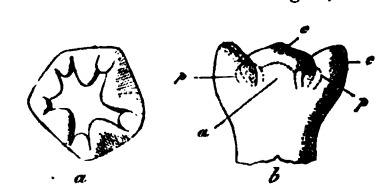


Fig. 95.

Fig. 95*a*. Sehr junge Blüthenknospe der Potentilla intermedia L. vor Anlegung des Aussenkelchs. *c* Kelchblätter; *p* zwei der durch dieselben hindurch schimmernden Kronenblätter, *a* Ende der Blüthenachse. — Fig. *b*. Kelch einer weiter entwickelten Knospe in Scheitelansicht, bei weit schwächerer Vergrösserung. Mit den 5 Kelchblättern wechseln die zur Zeit noch viel kleineren Glieder des Aussenkelchs ab.

1) Bei Payer, Organogénie, Taf. 1, Fig. 2, sind die Anlagen der Staubblätter irrthümlich als Kronenblätter bezeichnet. — 2) Wahrscheinlich waltet bei Ruta das gleiche Verhältniss ob.

3) Payer, Organogénie, Taf. 11—14.

4) Diese Thatsache wurde zuerst durch Duchartre aufgefunden: Ann. sc. nat. 2e Ser. Bd. Taf. 16. Seine Folgerungen aus ihr sind vielfach nicht stichhaltig: vergl. deren Kritik durch Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. 1, 1854, p. 108.

5) Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. 1, Taf. 6, Fig. 37, 38.

6) Payer, Organogénie, Taf. 134, Fig. 33, 34.

7) Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. Fig. 19.

8) Payer, Organogénie, Taf. 134, Fig. 35—37.

9) Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. 1, Fig. 28. — 10) Ebend. Taf. 5; Payer, Organogénie Taf. 129, 131. — 11) Ebend. p. 124.

rer. Dahin zählt denn auch die Bildung des sogenannten Aussenkelchs von Alchemilla, Potentilla und Fragaria. Der letztere, aus gelegentlich vorkommenden Bildungsabweichungen, längst als ein Kreis seitlicher Sprossungen (Stipeln) der Kelchblätter gedeutet[1], tritt um Vieles später in die Erscheinung als die Blätter des ächten Kelchs, zwischen diese eingeschaltet (Fig. 95)[2], und greift nur in Folge eines noch später eintretenden Breitenwachsthums seitwärts unter jene.

Eine lange Reihe von Entwickelungsvorgängen, die auf den ersten Blick gleichfalls hieher zu gehören scheinen, fällt unter einen andern Gesichtspunkt. Die Ausbildung der Staubblätter in absteigender Folge bei Tiliaceen, Malvaceen, Hypericineen, Mesembryanthemeen, ächten Loaseen u. v. A. ist nicht die Anlegung selbstständiger Wirtel unterhalb bereits gebildeter, sondern die absteigend fortschreitende Entwickelung neuer (lateraler, in mehreren Fällen auch dorsaler) Abschnitte (= Blättchen) zusammengesetzter Staubblätter.

Zu Wirteln zusammengeordnete Blätter oder Zweige entstehen in sehr vielen Fällen successiv. Das völlig gleichzeitige Hervortreten sämmtlicher oder vieler Glieder eines Wirtels über die Aussenfläche des ihn tragenden Stängels scheint das minder häufige Vorkommen: als Beispiele mögen angeführt werden: der Astquirl des Endes des Promycelium keimender Teleutosporen der Tilletia Caries[3], die Blattquirle der wenigzelligen Meeresalgen Acetabularia, Dasycladus[4], die zuerst aus dem freien Rande der gleichhohen, ringwallförmigen Anlage eines Blattkreises sich erhebenden Zähne der scheidenförmigen Blattwirtel der Equiseten — (bei armblättrigen Formen wie Equis. scirpoïdes Mich. oder Keimpflanzen des Equis. arvense 3, bei reichblätterigeren Formen 4, bei den reichstblätterigen auf die Entwickelung bisher untersuchten 7[5]); — die Kotyledonen der meisten Dikotyledonen, die 5gliedrigen Staubblätterwirtel von Cistus, Geranium, die 8 Staubblätter von Polygala, die 10- und 15gliedrigen Staubblattwirtel von Rosa, von Rubus caesius, die Karpelle von Tropaeolum, Papaver somniferum, Ricinus. Und selbst in manchen dieser, in vielen ihnen analogen Fällen ist es wahrscheinlich, dass zwischen dem Hervortreten der einzelnen Glieder eines Wirtels eine, nur äusserst geringe, Zeitfrist verstreicht[6]. Wo die Zeitdifferenz des Auftretens der verschiedenen Wirtelglieder merklich gross ist, da hält bei sehr vielen Blattwirteln diese Entstehungsfolge die Ordnung der Glieder des Grundwendels desjenigen Stellungsverhältnisses der Hauptreihe ein, dessen Nenner der Gliederzahl des Wirtels entspricht. Dies gilt namentlich von weniggliedrigen, zwei- bis fünfzähligen Wirteln. Sind superponirte solche Wirtel seitlich gegen einander verschoben, so steht das erste Glied des höheren Wirtels von dem letzten des niederen Wirtels nach derselben Rich-

---

1) Döll, Flora von Baden, p. 1095.

2) Für Alchemilla bereits gezeigt durch Payer, Organogénie, Taf. 101, Fig. 25.

3) Tulasne, in Ann. sc. nat. 4. sér. Bot. 2, Taf. 12, Fig. 7, 8.

4) Nägeli, Algensysteme, Taf. 3; Taf. 4, Fig. 4; Woronin u. Ann. sc. nat. 4. sér. Bot. 16, Taf. 7, Fig. 3; Taf. 8, Fig. 3.

5) Hofmeister, Vergl. Unters. Taf. 19, Fig. 48; Abh. Sächs. G. d. W. 4, Taf. 18.

6) Es ist ein viel zu weit gehender Ausspruch, den Payer thut, indem er behauptet, dass die Glieder der aus Wirteln gebildeten Corollen, Staubblatt- und Fruchtblattkreise phanerogamer Blüthen simultan über die Fläche der Blüthenachse sich erheben (Organogénie, p. 710, 714). Viele von Payer's eigenen Beobachtungen stehen damit im Widerspruche. Der Satz C. Schimper's aber: »gequirlte Blätter in dem Sinne . . . . dass sie . . . . in derselben Höhe des Stängels entstanden seien, giebt es nicht« — lässt sich nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtung ebensowenig aufrecht erhalten, wie insbesondere die ersten der im Vorstehenden aufgeführten Beispiele darthun.

tung hin, wie dieses letzte Glied von dem vorletzten des niederen Wirtels. Der Grundwendel des höheren Wirtels erscheint als directe Fortsetzung desjenigen des niederen Wirtels; nur dass die Divergenz zwischen dem letzten Gliede dieses und dem ersten Gliede jenes Wirtels um das Maass der Verschiebung der Wirtel gegen einander verkleinert ist.

In ausgedehnter Weise zeigt sich diese Erscheinung an den, aus dreigliedrigen alternirenden Wirteln gebildeten Blüthen der Monokotyledonen vom Typus der Liliaceen, und bei Kelch und Corolle der aus alternirenden pentameren Wirteln gebildeten Blüthen dikotyledoner Gewächse. Die drei Blätter des äusseren Kreises des Perianthium einer Lilie z. B. treten successiv, je um $^1/_3$ des Blüthenachsenumfangs von einander entfernt auf; das erste Blatt des inneren Kreises des Perianthium ist vom dritten des äusseren Kreises um $^1/_6$ des Achsenumfangs in derselben Richtung entfernt, wie jenes von dem nächstzuvor entstandenen Blatte. Auch nach der Anlegung der Blätter ist die Differenz der Entstehungszeit an der verschiedenen Grösse derselben leicht zu erkennen (Fig. 96). Ganz analog verhalten sich pentamere Blumen. Dafern das Auftreten der Glieder eines und desselben Wirtels zeitlich irgend erheblich auseinander liegt, lässt sich leicht constatiren, dass die einzelnen Blätter in der Ordnung der Glieder des Grundwendels eines Stellungsverhältnisses mit der Divergenz $^2/_5$ entstehen. Das erste Glied eines höheren Wirtels ist vom letzten des niederen um $^1/_{10}$ des Achsenumfangs in Richtung des Grundwendels entfernt. An den Kelchblättern tritt dieses Verhältniss in weitester

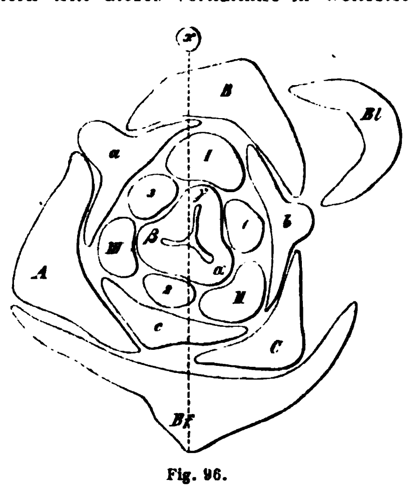


Fig. 96.

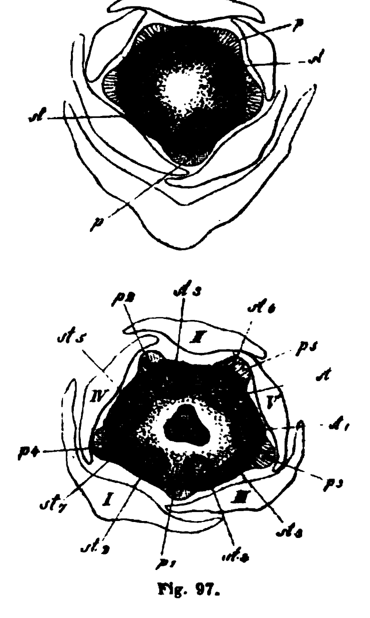


Fig. 97.

Fig. 96. Querdurchschnitt einer jungen Blüthenknospe des Lilium candidum, Ende April. *Bf* Stützblatt (Bractee); *Bl* Vorblatt (Bracteola), schief nach hinten gerichtet; *A B C* Blätter des äussseren, *a b c* Blätter des inneren Kreises des Perianthium; *I*—*III* und *1*—*3* Staubblätter, *α β γ* Fruchtblätter. *x* giebt die Lage der Inflorescenzachse an; die punktirte Linie von hier nach der Mitte des Stützblatts ist die Projection der Medianebene der Blume, welche mit keiner Mediane eines Blüthenblatts zusammen fällt.

Fig. 97. Zwei Blüthenknospen des Tropaeolum Moritzianum, nach Querdurchschneidung der Kelchblätter von oben gesehen. Die obere Figur, ein jüngerer Zustand, zeigt erst 5 Staubblätter (*st*) entwickelt; sie alterniren mit den Kronenblättern *p*. Die untere Figur zeigt die Anlagen der Staubblätter 6 und 7 in die Interstitien der Staubblätter 3 und 1, 2 und 5 eingeschoben. Stamen 8 ist noch nicht vorhanden (sein Ort ist zwischen St. 4 u. 4); die 3 Karpelle aber sind bereits angelegt.

Verbreitung in der verschiedenen Grösse der Kelchblätter und der Art der Deckung derselben bei deckender Knospenlage hervor. Ein hübsches Beispiel für die strenge Einhaltung der gleichen Entstehungsfolge durch noch 2 weitere fünfgliedrige Wirtel hindurch bietet Tropaeolum. Die 5 Petala alterniren mit den Kelchblättern, die zuerst auftretenden 5 Staubblätter mit den Kronenblättern; die zuletzt sich bildenden 3 Staubblätter entstehen vor dreien (nicht immer den nämlichen) der Kronenblätter[1] (Fig. 97). Weitere Glieder dieses Wirtels bilden sich nicht aus.

In häufiger Wiederholung kommt die Verschiebung der Entstehungsfolge weniggliedriger Blattwirtel stets in demselben Sinne bei den meisten der Pflanzen vor, deren Blätter in decussirten, gekreuzten zwei- oder dreigliedrigen Wirteln stehen: so z. B. bei Caryophylleen, Gentianeen, Rubiaceen. Die Glieder eines Wirtels treten hier deutlich succedan auf. Das erste eilt dem zweiten in der Entwickelung zunächst etwas voraus. Die Aufeinanderfolge ist in allen Wirteln die gleiche. Bei zweigliedrigen steht das 1te Blatt des Wirtels *B* z. B. rechts vom 1ten des Wirtels *A*, das 1te des Wirtels *C* rechts vom ersten des Wirtels *B* (Fig. 98 und schematische Fig. 99);

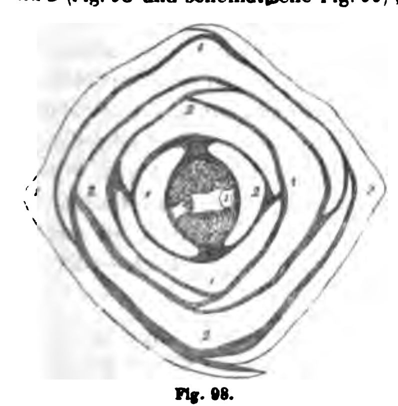


Fig. 98.

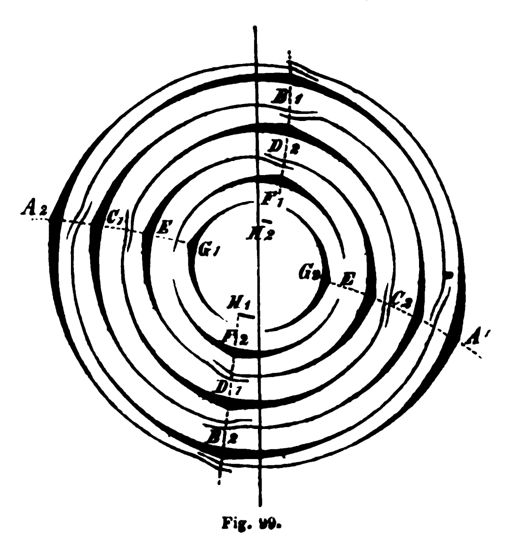


Fig. 99.

— bei dreigliedrigen Wirteln steht das 1te Blatt des Wirtels *B* (bei Rechtswendung des Grundwendels) rechts vom 3ten des Wirtels *A*, das erste Blatt des Wirtels *C* rechts vom 3ten des

Fig. 98. Querdurchschnitt einer seitenständigen Blattknospe des Dianthus Caryophyllus L. Die Entstehungsfolge der zwei Blätter jedes Wirtels tritt mehr noch, als in der etwas verschiedenen Grösse, in dem Umstande hervor, dass der Rand jedes ersten Blattes eines Wirtels über den des zweiten in der einen Längshälfte des zur Verticale geneigten Sprosses übergreift (in Fig. 98 unten und links, in Fig. 99 oben und links), während in der anderen Längshälfte des Sprosses der Rand jedes ersten Blattes vom anderen Rande des zweiten Blattes desselben Wirtels gedeckt wird.

Fig. 99. Schema der Entwickelungsfolge der decussirten Blätter von Caryophylleen u. s. w.

1) Dieser Entwickelungsgang steht im Widerspruch gegen die von A. Braun (Referat über Schimper: Flora 1835, p. 178) gegebene Auffassung, nach welcher die 8 Stamina von Tropaeolum mit der »Prosenthese $^{3}/_{10}$« auf die 5 Petala folgen sollen. Die Entstehungsfolge macht diese Annahme unzulässig, und auch die einer Verschiebung des 8gliedrigen Staubblattwirtels gegen den der Petala um $^{1}/_{10}$ ist nicht statthaft, wie ein Blick auf die Abbildungen zeigt. Da hier ein Gegensatz in Bezug auf eine der Fundamentalangaben der Schimper'schen Lehre besteht, habe ich die Blüthenentwickelung von Tropaeolum sehr oft wiederholt der Untersuchung unterworfen; stets mit dem gleichen Ergebniss; — welches im Wesentlichen auch mit den Angaben Payer's (Organog. Taf. 16) stimmt; weniger freilich mit denen Chatin's (Ann. sc. nat. 4. S. 5, Taf. 20).

Wirtels *B* — [1]). (Die Blätter je des 3ten Wirtels stehen nicht völlig genau über denen des ersten, ein Verhältniss, was im § 11 auf seine nächste Ursache zurückgeführt werden wird. — Selbst wo die Basen der beiden einander opponirten Blätter verwachsen, wie bei Sambucus racemosa, ist die (in verschiedener Grösse der beiden Blätter eines Wirtels einige Zeit nach der Anlegung noch kenntliche) ungleichzeitige Erhebung derselben über die Aussenfläche des Stängelendes leicht nachzuweisen (Fig. 100). Eine ebenfalls vielmalige Wiederholung gleichsinniger Verschiebung um andere Maasstheile zeigt die Entstehungsfolge der Glieder der Inflorescenzen von Dipsaceen, der Staub- und Fruchtblätter der Pulsatillen: eine Entstehungsfolge, welche genau den S. 462 auseinandergesetzten Stellungsverhältnissen in der Art entspricht, dass eine, die Insertionen der ersten Glieder der zahlreichen Wirtel verbindende Linie eine die Achse continuirlich umkreisende Schraubenlinie ist.

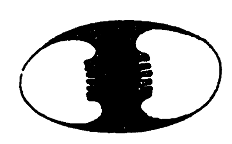


Fig. 100.

Kaum minder oft kommen aber andere Stellungsverhältnisse des erstentstehenden Gliedes eines höheren Wirtels zum letztentstandenen Gliede des nächst niederen Wirtels vor. Schon bei zweigliedrigen decussirten Wirteln ist das Gegentheil der stetig gleichsinnigen Richtung der Verschiebung der Entstehungsfolge von Wirtel zu Wirtel, ist die regelmässige Umkehr dieser Richtung eine öfters, namentlich bei den Pflanzen aus den Familien der Oleaceen und bei den Cupressineen mit wirteliger Blattstellung regelmässig auftretende Erscheinung. Und anderweite Abweichungen von dem in der gleichen Schraubenlinie fortschreitenden Entstehungsfolge der Glieder sind geradezu Regel für die reichgliedrigen Wirtelstellungen der Staubblätter vieler Rosaceen (im weitesten Sinne), Myrtaceen, der Bartonieen, vieler Papaveraceen, sowohl was den einzelnen Wirtel an und für sich betrachtet betrifft, als auch die Verschiebung superponirter gleich- oder ungleichzähliger Wirtel gegen einander [2]).

Für Salix purpurea, Fraxinus und verwandte Formen hat bereits Schimper aus der Art des nicht selten vorkommenden Auseinanderrückens der Blattpaare eines Wirtels den Schluss gezogen, dass hier regelmässig das erste Glied schon des dritten zweiblätterigen Wirtels über dem ersten Blatt des ersten stehe [3]). Wenn das 1te Blatt des Wirtels *B* vom 1ten des Wirtels *A* z. B. nach rechts um $^1/_4$ des Stängelumfangs entfernt ist, wie in der schematischen Fig. 101, so steht das 1te Blatt des Wirtels *C* um $^1/_4$ des Stängelumfangs links vom 1ten Blatt des Wirtels *B*; *D*1 wieder rechts von *C*1, *C*1 links von *D*1 u. s. f. — Die Entwickelungsgeschichte bestätigt dies vollkommen: sie zeigt in dem der Zeit nach ziemlich weit auseinander liegenden Auftreten der beiden Blätter des jeweilig jüngsten Wirtels, und in der erheblich verschiedenen Grösse der beiden Blätter jedes etwas älteren Paares die vorausgesetzte Entstehungsfolge (Fig. 102 [4]). Für die 3gliedrigen Wirtel, welche bei Fraxinus excelsior bisweilen vorkommen [5]

Fig. 100. Scheitelansicht des Knospenendes einer Laubachse der Sambucus racemosa. Die Blätter des zweitjüngsten Wirtels sind nahe über der Basis quer durchschnitten.

---

1) Vergleiche auch die sehr gründliche und genaue, bis auf die Anordnung der einzelnen Zellen eingehende Darstellung N. C. Müller's in Pringsh. Jahrb. 5, insbesondere Taf. 31. u 32

2) Das Gebiet, welches ich hier betrete, ist ein bisher kaum erforschtes. Ausser den Andeutungen, welche aus Payer's Organogénie de la fleur zu entnehmen sind, liegt nur die eben citirte Arbeit N. C. Müller's und meine Untersuchung der Entwickelung der vielzähnigen Blattscheiden von Equisetum limosum (vergl. Unters. 90) vor. Es ist mir dadurch die Nothwendigkeit auferlegt, auf zahlreiche Einzelnheiten einzugehen.

3) C. Schimper, über Symphytum, p. 88. — 4) N. C. Müller a. a. O. Taf. 27.

5) Ebend. Taf. 28, Fig. 15.

gilt Analoges [1]). Mit Fraxinus übereinstimmend verhalten sich Syringa vulgaris, und die Cupressineen mit wirteliger Blattstellung, sowohl die Sprossen mit zwei- als die mit dreigliedrigen Blattwirteln [2]).

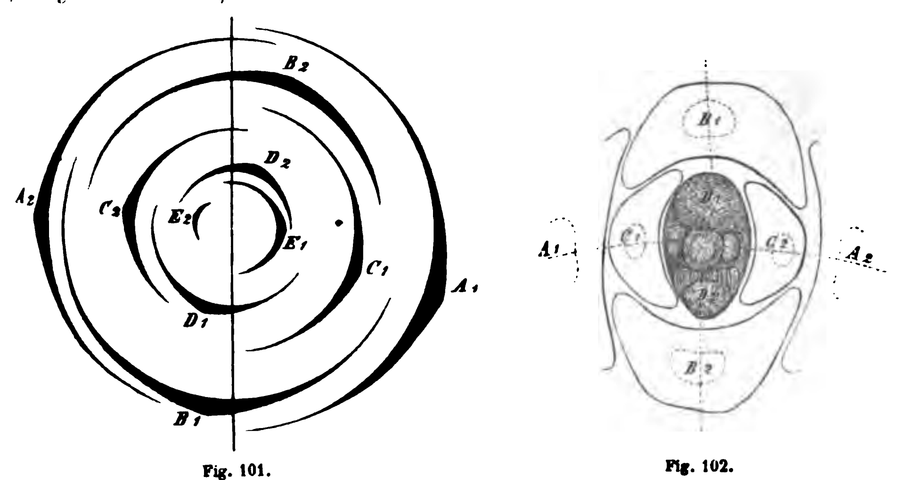


Fig. 101. Fig. 102.

In complicirterer Weise findet sich eine wesentlich ähnliche, stetig wiederholte Umkehr der Richtung von dem ersten Blatte eines letzt zuvor aufgetretenen Wirtels seitlich zum ersten Blatte eines neu auftretenden in den Blattgebilden der Blüthen der Papaveraceen. Besonders anschaulich ist dieses Verhältniss bei den Staubblättern der Eschscholtzia californica. Die Blattgebilde der Blüthen dieser Pflanze stehen in zweigliedrigen Wirteln. Die beiden ersten Staubblattwirtel alterniren entweder mit den vier Kronenblättern, oder der erste ist dem älteren Kronenblattpaare opponirt. In einem wie im anderen Falle (der erstere ist der häufigere) entstehen die übrigen Staubblätter in vom ersten Wirtel aus seitwärts fortschreitender Aufeinanderfolge, die vorhandenen Lücken zwischen den zwei oder vier ersten Staubblättern ausfüllend, so dass 12gliedrige einander opponirte Wirtel gebildet werden (Fig. 103, 104). — Bei Glaucium luteum, in dessen Blüthen eine grosse Zahl von Staubblättern nach den 4, wie bei anderen Papaveraceen zur Hälfte mit den Kelchblättern alternirenden, zur Hälfe ihnen opponirten Kronenblättern sich bildet, kommen nicht nur zwei, sondern drei verschiedene Entstehungsfolgen der Staubblätter vor. Entweder



Fig. 103.

Fig. 102. Querdurchschnitt einer Blattknospe des Fraxinus excelsior zu Wintersausgang. Die Blattpaare sind in der nämlichen Weise beziffert, wie die des Dianthus Caryophyllus in der Fig. 99. Fig. 101 Schema dieses Stellungsverhältnisses.

Fig. 103. Scheitel einer sehr jungen Blüthenknospe der Eschscholtzia california, welche dicht über der Insertion der Kronenblätter durchschnitten wurde. Die beiden ersten Staubblattpaare, mit 1 und 2 bezeichnet, alternirten mit den Kronenblättern. An der rechten Seite der Figur steht das erste Blatt des Wirtels 1, unten an derselben das 1te des Wirtels 2. Die beiden nächsten Paare sind mit 3, die beiden nächstfolgenden mit 4 beziffert. Das Paar 5 ist 1, 6 dem Paar 2 superponirt. Dass die ersten Blätter der Wirtel 2 und folgende wechselnd links und rechts vom ersten Blatt des Wirtels 1 liegen, ist aus der Untersuchung zahlreicher jüngerer Entwickelungszustände erschlossen.

1) Die Wirtel sind auch bei dieser zweiten Form der Decussation hier nicht genau einander superponirt, die Längszeilen der Blätter sind etwas schräg, was ebenfalls im § 11 seine Erklärung erhalten wird. — 2) Abbildungen hiervon siehe in § 11 und 28.

zeigen sich die ersten Staubblätter als viergliedriger Wirtel, mit den Petalen alternirend, und es entspricht dann der weitere Entwickelungsgang der Staubblätter zunächst dem bei Eschscholtzia gewöhnlicheren Falle; nur wird nach Anlegung eines äussersten 12gliedrigen zusammengesetzten Wirtels ein mit diesem alternirender von gleicher Gliederzahl gebildet (Fig. 105 *b*. Oder es treten in den Lücken zwischen den Petalen Staubblattpaare auf, einen achtgliedrigen Wirtel bildend; von den Blattpaaren dieses Wirtels aus schreitet die Anlegung von Staubblättern seitlich fort, so dass 24gliedrige zusammengesetzte Wirtel gebildet werden. Oder endlich es erscheinen die ersten Staubblätter paarweise vor den Mittellinien der vier Kronenblätter, zunächst vor denen des äusseren, dann vor denen

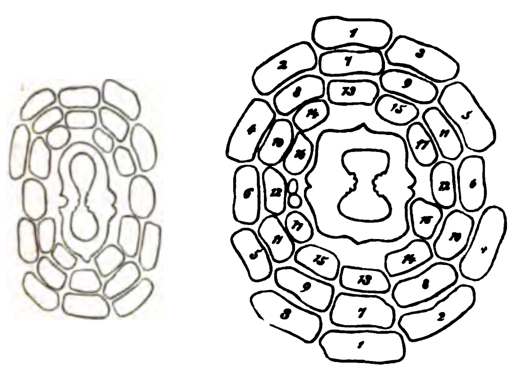


Fig. 104.

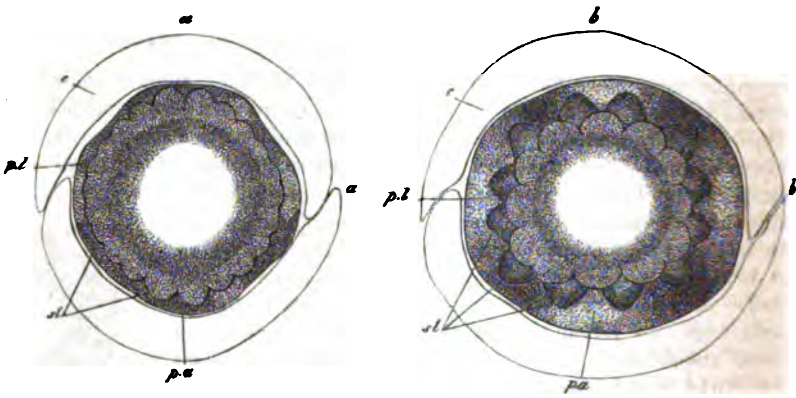


Fig. 105.

des inneren Paares (Fig. 105 *a*); der weitere Entwickelungsgang ist dem des zweiten Falles analog. Dem Letzteren im Wesentlichen ähnlich ist der Hergang bei Chelidonium[1]). Bei den Arten von Papaver, in deren Blüthen die Blattgebilde in dreigliedrigen, gegen einander verschobenen Wirteln stehen, wie Papaver somniferum, bracteatum, orientale, erscheinen die

Fig. 104. Zwei Querdurchschnitte, nahe über dem Grunde weiter entwickelter Blüthenknospen der Eschscholtzia californica geführt. Kronenblätter und Kelchröhre sind in der Zeichnung weggelassen. Die Durchschnitte der Filamente in der Figur rechts sind mit den Ziffern bezeichnet, welche dem Alter ihrer Wirtel zukommen; in der Figur links ist das 1te Blatt des 1ten Wirtels links, das 1te des 2ten rechts unten, u. s. f.

Fig. 105. Zwei Blüthenknospen des Glaucium luteum, nach Querdurchschneidung der Kelchblätter (*c*) dicht über dem Scheitel der Blüthenachse von oben gesehen. *p. a.* ist das vordere, *p. l.* eines der seitlichen Kronenblätter: *st* Stamina; in Fig. *a*, der jüngeren nach dem dritten Typus gebauten Knospe, sind deren erst die 24 des äusseren Wirtels angelegt. In Fig. *b* sind ausser den (nur 12) des äussersten auch alle 12 des zweiten Wirtels über die Aussenfläche der Blüthenachse hervorgetreten. Die zwischen den Petalen stehenden Stamina des äusseren Kreises sind die ältesten.

1) Payer, Organogénie, Taf. 45.

ersten Staubblätter in den Interstitien der 6 Kronenblätter; und von da schreitet die Anlegung von Staubblättern gegen die sechs Längsstreifen der Blüthenachse über der Mittellinie jedes Petalum vor. Nachdem so ein erster, vielzähliger (bei Pap. somniferum 15—30zähliger) Staubblattwirtel gebildet ist, entsteht mit ihm alternirend ein zweiter gleichzähliger, und so fort in steter Alternation bis zur Erreichung der Vollzahl der Stamina. Dass das Hervortreten auch dieser späteren Wirtel nicht für alle Glieder derselben gleichzeitig erfolgt, ergiebt sich deutlich daraus, dass der Wirtel der Fruchtblätter stets ein niedrigeres Multiplum der Zahl 3 ist, als einer der zusammengesetzten Staubblattwirtel. — Dass auch bei Glaucium, Chelidonium und Papaver, selbst wenn die Zeitdifferenz zwischen dem Hervorsprossen der verschiedenen Glieder eines zwei- oder dreizähligen Wirtels verschwindend gering ist, doch die seitliche Abweichung der consecutiven Wirtel von den letzt zuvor entstandenen stetig zwischen rechts und links wechselt, ergiebt sich aus dem Vorschreiten der Staubblattbildung im Umfange der Blüthenachse, von bestimmten (2—6) Punkten aus nach einander entgegengesetzten Richtungen.

Bei den meisten Rosaceen, deren Staubblattzahl ein Multiplum der Zahl der Kelch- und Corollenblätter ist, treten die zuerst sich bildenden Stamina paarweise auf[1]: neben jedem Seitenrande eines Petalum je eines, in der Art, dass die Mediane jedes Staubblatts zwischen denen des nächsten Kelch- und Kronenblattes steht, und zwar näher nach der letzteren hin. Das Hervortreten dieser ersten Staubblätter über der Fläche der Blüthenachse fällt ungefähr zusammen mit dem Beginn der, auf überwiegendem Dickenwachsthum beruhenden Umgestaltung eines Gürtels dieser Achse zur Becherform: es eilt diesem Hohlwerden etwas voraus bei Rubus, es folgt demselben bei Rosa; bei Geum, Potentilla geschehen beide Vorgänge gleichzeitig. Die 10 beziehendlich 8 Blätter erscheinen beinahe gleichzeitig. Nur selten trifft man Knospen an, in denen (bei Pentamerie der Blüthe) nur 9 oder 8 Stamina erst angelegt wären; und wo eine derartige Ungleichzeitigkeit der Entwickelung vorkommt, zeigt sie keine constanten Beziehungen zum Verlaufe der Kelch- oder Corollen-Spirale. So fehlt z. B. in der Fig. 106 abgebildeten jungen Blüthenknospe von Rubus Idaeus neben dem vierten Kronenblatte ein Staubblatt, während jederseits neben dem fünften eines sich vorfindet. Nach diesem ersten, zehngliedrigen Wirtel werden weiter nach Innen, auf der Böschung der Aushöhlung der Blüthenachse tiefer stehende Wirtel gebildet; bei verschiedenen Formen in verschiedener Reihenfolge. Die Orte ihres Auftretens fallen zusammen mit den Regionen der becherförmigen Aushöhlung der Blüthenachse, innerhalb deren in dem nächstvorhergegangenen Zeitabschnitte das intensivste transversale Wachsthum, die beträchtlichste Erweiterung statt gefunden hat. Bei den meisten hieher gehörigen Formen eilen die Streifen der hohlen Blüthenachse, welche von der Mittelgegend der Kelchblätter nach einwärts und abwärts verlaufen, den mit ihnen alternirenden analogen Streifen unterhalb der Einfügung der Corollenblätter voraus: die Insertionsstreifen

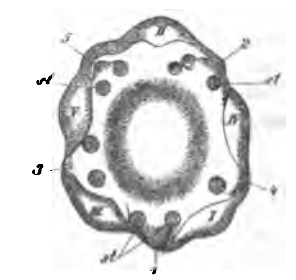


Fig. 106.

Fig. 106. Scheitelansicht der Knospe einer Terminalblüthe der Inflorescenz von Rubus Idaeus, im Herbst vor der Blüthezeit. Die Kelchblätter sind ihrer Entstehungsfolge gemäss durch römische, die Kronenblätter durch arabische Ziffern bezeichnet. st sind die Anlagen von Staubblättern; vor dem Kronenblatt 2 ist eines des 2ten Wirtels bereits gebildet.

[1] Ausnahmen bieten Agrimonia und Poterium dar, deren erster Staubblatt-Wirtel den Kelch- (beziehendlich Perigonial-) blättern gleichzählig ist. Bei diesen Formen ist der nächst folgende Wirtel aus Staubblatt-Paaren gebildet, deren jedes zu einem der Staubblätter des äusseren Wirtels das nämliche Stellungsverhältniss einhält, wie bei den übrigen polyandrischen Rosaceen die Paare des äussersten Staubblatt-Wirtels zu den Kronenblättern: vergl. Payer, Organogénie, Taf. 101, Fig. 21—24; Dickson, in Transact. botanical soc. Edinburgh, 8, Taf. 33, Fig. 4, 6.

zeigen sich die ersten Staubblätter als viergliedriger Wirtel, mit den Petalen alternirend, und es entspricht dann der weitere Entwickelungsgang der Staubblätter zunächst dem bei Eschscholtzia gewöhnlicheren Falle; nur wird nach Anlegung eines äussersten 12gliedrigen zusammengesetzten Wirtels ein mit diesem alternirender von gleicher Gliederzahl gebildet (Fig. 105 b). Oder es treten in den Lücken zwischen den Petalen Staubblattpaare auf, einen achtgliedrigen Wirtel bildend; von den Blattpaaren dieses Wirtels aus schreitet die Anlegung von Staubblättern seitlich fort, so dass 24gliedrige zusammengesetzte Wirtel gebildet werden. Oder endlich es erscheinen die ersten Staubblätter paarweise vor den Mittellinien der vier Kronenblätter, zunächst vor denen des äusseren, dann vor denen

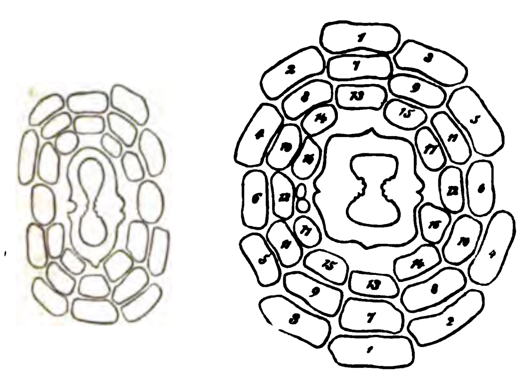


Fig. 104.

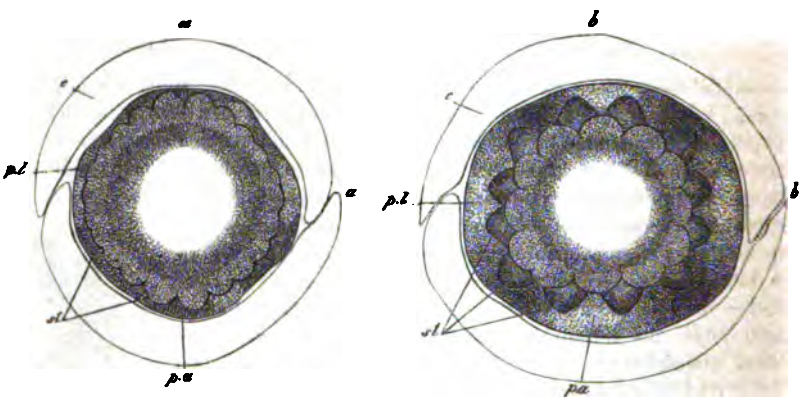


Fig. 105.

des inneren Paares (Fig. 105 a); der weitere Entwickelungsgang ist dem des zweiten Falles analog. Dem Letzteren im Wesentlichen ähnlich ist der Hergang bei Chelidonium [1]). Bei den Arten von Papaver, in deren Blüthen die Blattgebilde in dreigliedrigen, gegen einander verschobenen Wirteln stehen, wie Papaver somniferum, bracteatum, orientale, erscheinen die

Fig. 104. Zwei Querdurchschnitte, nahe über dem Grunde weiter entwickelter Blüthenknospen der Eschscholtzia californica geführt. Kronenblätter und Kelchröhre sind in der Zeichnung weggelassen. Die Durchschnitte der Filamente in der Figur rechts sind mit den Ziffern bezeichnet, welche dem Alter ihrer Wirtel zukommen; in der Figur links ist das 1te Blatt des 1ten Wirtels links, das 1te des 2ten rechts unten, u. s. f.

Fig. 105. Zwei Blüthenknospen des Glaucium luteum, nach Querdurchschneidung der Kelchblätter (c) dicht über dem Scheitel der Blüthenachse von oben gesehen. *p. a.* ist das vordere, *p. l.* eines der seitlichen Kronenblätter: *st* Stamina; in Fig. *a*, der jüngeren nach dem dritten Typus gebauten Knospe, sind deren erst die 24 des äusseren Wirtels angelegt. In Fig. *b* sind ausser den (nur 12) des äussersten auch alle 12 des zweiten Wirtels über die Aussenfläche der Blüthenachse hervorgetreten. Die zwischen den Petalen stehenden Stamina des äusseren Kreises sind die ältesten.

1) Payer, Organogénie, Taf. 45.

nach Anlegung des ersten 10zähligen Staubblattwirtels noch beträchtlicher. Hier wird zwischen die Paare dieses Wirtels nicht nur ein, vor der Mediane des Kelchblatts stehendes Stamen eingeschaltet, sondern ein Paar von Staubblättern, welche rechts und links vor der Mediane des Kelchblatts stehen. Dann folgt das Hervorsprossen der vor den Corollenblättern stehenden Staubblattpaare (Fig. 110), und darauf (nach neuem transversalen Wachsthum der

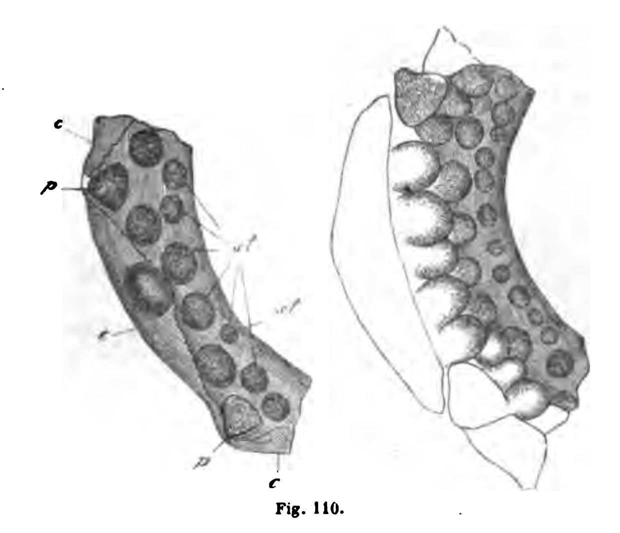


Fig. 110.

vor den Medianen der Kelchblätter gelegenen Regionen der Blüthenachse) die Einschaltung eines fünften genau vor der Mitte eines Kelchblatts stehenden Stamen in die Mitte jeder der, zwischen zwei Kronenblättern stehenden Gruppen von Staubblättern. Es bildet sich ein 35zähliger äusserster zusammengesetzter Wirtel von Staubblättern. Aber häufig wird noch vor Herstellung des für die vor den Medianen der Kelchblätter stehenden Stamina nöthigen Raumes die Anlegung eines zweiten, inneren 25zähligen zusammengesetzten Wirtels begonnen, dessen Glieder mit denen des äussersten alterniren; nur dass, analog dem Vorgange bei Rubus caesius, vor dem Interstitium zwischen den Staubblättern des vor den Corollenblättern stehen-

successive Behandlung mit Kalilauge, Wasser und Glycerin gezeichnet; *c* sind die Kelch-, *p* die (intacten, vom Schnitt nicht getroffenen) Corollenblätter, *st* sind die Stamina, deren innerster, jüngster, noch unvollständiger 10zähliger Wirtel auf dem Grunde der becherförmigen Aushöhlung der Blüthenachse steht. Im Centrum der Blume erhebt sich das Ende ihrer Achse halbkugelig, und trägt zwei ausgebildete, und einen erst unvollständig ausgebildeten der fünfzähligen, um $^1/_2$ einer seitlichen Interfoliardistanz gegen einander verschobenen Wirtel von Fruchtblättern, deren Anlagen als stumpfe Wärzchen erscheinen. (An kräftigeren Blüthen sind die fünfgliedrigen Fruchtblattwirtel nur um $^1/_3$ einer Interfoliardistanz gegenseitig verschoben.

Fig. 109. Ein Viertheil einer längs durchschnittenen solchen Knospe, nach gleicher Behandlung von innen gesehen. Der Schnitt hat das 2te und 1te Kelchblatt gestreift, das 4te und 1te Kronenblatt getroffen; das 4te Kelchblatt (dessen lang vorgezogene Spitze in der Zeichnung weggelassen ist) sieht man von der Vorderfläche. Bedeutung der Buchstaben die gleiche, wie in Fig. 108; ebenso in den folgenden Abbildungen.

Fig. 110. Theil des, zur Blüthenachse etwas geneigt geführten, Querdurchschnitts einer seitlichen Blüthenknospe des Rubus Idaeus, Mitte März vor der Blüthe. Der Schnitt traf den Grund der becherförmigen Höhlung der Blüthenachse, diese von dem Achsenende abtrennend. Fig. rechts. Aehnliches Präparat aus einer (weiter entwickelten) terminalen Knospe desselben Rubus zu gleicher Zeit. Man erkennt das Vorhandensein alternirender 35 und 25gliedriger zusammengesetzter Wirtel von Staubblättern.

den Paares und ihrer nächsten Nachbarn, median vor dem Petalum, kein Blatt gebildet wird. Das Staubblatt *st'* der Fig. 110 ist ein Glied dieses Wirtels.) Fortan nimmt die Zahl der Staubblätter durch Bildung weiterer alternirender Wirtel zu, die wechselnd 35- und 25gliedrig sind — Rubus fruticosus L. (polymorphus Flor. Frib. mit Ausschluss von R. caesius) verhält sich ähnlich, nur steigt die Zahl der Glieder des äussersten Wirtels, durch Einschaltung eines Doppelpaars von Gliedern zwischen die primären Paare, auf 45, und es wechseln 45- und 35zählige alternirende Wirtel mit einander ab[1]).

Ganz anders ist der Verlauf bei Rosa, obwohl das Endergebniss ein Stellungsverhältniss ist, welches von dem des Rubus Idaeus um wenig differirt. Die Petala werden bei Rosa als relativ breite, platte Gewebmassen angelegt. Die ersten fünf Staubblattpaare treten vor den

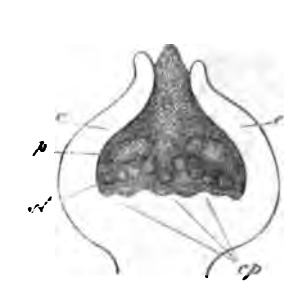


Fig. 111.

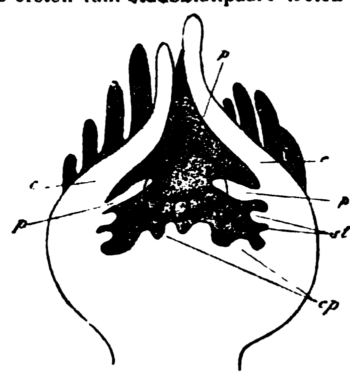


Fig. 112.

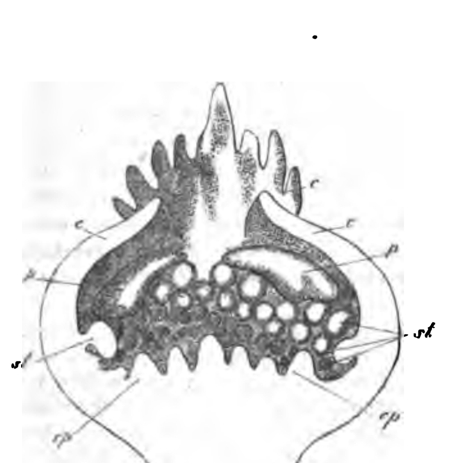


Fig. 113.

Seitenrändern der Petala auf, nicht neben ihnen. Ein zweites Staubblattpaar wird von jedem der rasch in die Breite wachsenden Kronenblätter zwischen das erste eingeschaltet (Fig. 111). Dann erhebt sich vor der Mediane jedes Kelchblatts, etwas von dem ersten Staubblattpaare nach Innen, ein Staubblatt (Fig. 111). und bald darauf zeigt sich ein Staubblatt vor der Mediane jedes der, in ihrer Mittelgegend inzwischen noch erheblich verbreiterten Kronenblätter (Fig. 112). So ist ein 30gliedriger äusserer Staubblattkreis gebildet. Vor den Interstitien der Glieder desselben entstehen Staubblätter eines zweiten zusammengesetzten Wirtels, mit Ausnahme der Räume zwischen dem vor der Mittellinie von Kelchblättern stehenden Staubblatte und seinen beiden seitlichen Nachbarn (Fig. 113). Es folgt somit auf den 30gliedri-

Figg. 111, 112, 113. Seitenstücke längs durchschnittener terminaler Blüthenknospen der Rosa canina. Anfang Aprils; der Reihenfolge der Entwickelung entsprechend geordnet. In Fig. 112 sieht man ein Kronenblatt von der Vorderfläche; in den übrigen eines der Kelchblätter, unter und neben dem rechts und links je eines der einwärts gekrümmten Kronenblätter steht. — *st* Staubblätter, *cp* Karpelle, *p* Kronen-, *c* Kelchblätter.

1) Vergl. die Abbildung Payer's, Organogénie, Taf. 101, Fig. 4 (sie ist gar zu winzig ausgeführt, aber wie die Abbildungen dieses Buches im Allgemeinen, völlig correct). Grundriss der Blume bei Dickson a. a. O. Taf. 33, Fig. 8.

gen Wirtel ein 20gliedriger. Hierauf bildet sich ein 80gliedriger Wirtel, dessen Glieder denen des ersten opponirt sind, dann ein 20gliedriger, dessen Blätter vor denen des zweiten stehen; endlich zum Schlusse noch ein 30gliedriger Wirtel, dem ersten und dritten gleich gestellt [1]).

Die Entwickelungsfolge der Staubblätter von Callistemon stimmt im Wesentlichen mit derjenigen der Rosaceen überein. Nur fehlen die vor den Medianen der Kelchblätter stehenden Staubblätter. Andere Myrtaceen (Calothamnus, Melaleuca) besitzen zusammengesetzte Staubblätter. Myrtus, Punica, Eucalyptus [2]) zeigen Verhältnisse, die als Uebergang von der einen zur anderen Bildung aufgefasst werden können (vergl. § 17, Verwachsung).

Bei Anlegung eines Blattwirtel eines Equisetum wird ziemlich weit unterhalb des Scheitels der wachsenden, konischen Stängelspitze eine ringwallförmige Wulst von Zellgewebe aus dem Stängel hervorgetrieben. Der Ringwall, vorerst gleichhoch, umgiebt wie eine Krause das Stängelende. Aus seinem freien Rande erheben sich, in Folge örtlicher Steigerung des Wachsthums, zahnförmige Hervorragungen in bestimmter Anzahl und in unter sich ziemlich gleichen

---

1) Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die von den Begründern der Blattstellunglehre versuchte Deutung der Staubblattstellung von Rosaceen: »drei 5gliedrige Wirtel, unter $^1/_{15}$ Div. gestellt, wobei der Uebergang von einem Wirtel zum andern durch $^2/_5 - ^1/_{15} = ^5/_{15}$ geschieht, bilden die 15 äusseren Staubfäden der meisten Spiraeen, Potentillen und Pomaceen« (A. Braun a. a. O. p. 381), — dass diese (muthmaasslich auf Verstäubungsfolge der Antheren begründete) Deutung nicht zutrifft. — Dagegen liegt die Auffassung der Staubblattkreise der Rosaceen und Bartonieen als eines oder zweier Wirtel zusammengesetzter Staubblätter (nach Art derer der Malvaceen, Tiliaceen, Hypericineen u. s. w.) um so verlockender nahe, als Stamina composita unzweifelhaft bei den den Bartonieen nahe verwandten ächten Loaseen (bei Cajophora), und auch bei gewissen Formen der den Rosaceen nahe stehenden Myrtaceen (den Melaleucen Calothamnus) vorkommen. Zwar ist diejenige Form dieser Auffassung unzulässig, welche Dickson (Transact. Bot. soc. Edinb. 8) versuchte: hier seien zusammengesetzte Staubblätter vorhanden, deren Abschnitte in absteigender Folge von der Spitze zur Basis sich entwickelten. An der Böschung der Aushöhlung der Blüthenachse ist der morphologische Apex factisch unten, und es ist selbstverständlich, dass die Staubblätter der Bartonieen, Rosaceen und Myrtaceen in aufsteigender Folge entstehen. Es müsste supponirt werden, dass die zusammengesetzten Stamina an der Achse hinauflaufen. Diese Vorstellung hat nichts widersinniges; sie ist unerlässlich für die Deutung des Verhältnisses der Placenten unterständiger Fruchtknoten zu den Karpellen. Auch das Vorhandensein von 3, 4 und mehr Längsreihen von Abschnitten, die aus der Rückenfläche jedes Einzelblattes hervortreten, wäre kein Hinderniss. Dergleichen kommt vor bei den zweifellos von zusammengesetzten Staubblättern gebildeten Phalangien der Stamina von Hypericum, Sparmannia, Mesembryanthemum u. A. Auch der Umstand spricht nicht entscheidend gegen ihre Anwendung, dass bei den Bartonieen, Rosaceen und Myrtaceen die Staubblätter eines Wirtels denen eines anderen opponirt sind; dass im Allgemeinen die Wirtelglieder alterniren, und dass z. B. bei Rosa und Rubus vor der Mediane jedes Kelch- und Kronenblattes ein Staubblatt des 1ten, 3ten und 5ten zusammengesetzten Wirtels steht. Denn Abschnitte zusammengesetzter Staubblätter können auch median stehen, und eine mediane Längsreihe auf der Rückenfläche des zusammengesetzten Staubblatts bilden: Sparmannia, Hypericum, Mesembryanthemum (vergl. Payer, Organogénie, Taf. 1, 5, 80). Entscheidend gegen die Wahrscheinlichkeit einer solchen Deutung erscheint mir aber der Umstand, dass es bei Rosaceen, Bartonieen, Punica und Eucalyptus nicht möglich ist, die einzelnen Staubblattgruppen seitlich von einander abzugränzen. Nähme man z. B. an, es seien 5, mit den Kronenblättern alternirende zusammengesetzte Staubblätter vorhanden, so lassen sich die 5 Staubblattreihen, welche vor den Medianen der Petala stehen, keiner der fünf Gruppen zutheilen. Sie müssten je zweien der Stamina composita angehören, und diese Vorstellung ist widersinnig: oder sie müssten linear hinter einander entwickelte Abschnitte eines zusammengesetzten Blattes sein; — solche zusammengesetzte Blätter kommen aber nirgend in der Natur vor.

2) Vergl. Payer, Organogénie, Taf. 98.

seitlichen Abständen, und in Alternation mit den ähnlichen Hervorragungen des nächst unteren, nächst älteren Wirtels: die zuerst auftretenden Blätter des Wirtels. Bei schmächtigen Sprossen sind deren 3—4, an kräftigeren meist 7. An stärkeren Sprossen mehrt sich die Zahl der Blätter, indem zwischen die bereits vorhandenen neue eingeschaltet werden. Einige Zeit nach Anlegung des 7gliedrigen Wirtels wächst ein Paar der zahnförmigen Hervorragungen und das Interstitium zwischen ihnen stärker in die Breite, als die übrigen; in dem verbreiterten Interstitium tritt ein neues Blatt über den freien Rand der zur Scheide werdenden Krause[1]. Die Einschaltungen correspondiren in den einander folgenden Wirteln, so dass die Alternation der Glieder der einander superponirten Wirtel erhalten bleibt. Legt man durch die Stellen, an welchen in einem Querdurchschnitte einer Stängelknospe die Einschaltung neuer Wirtelglieder sichtbar wird, zur Stängelachse radiale Linien, so theilen diese den Querschnitt der Knospe in drei Segmente, die bald gleiche Grösse haben, bald zu zweien gleich gross sind, während das dritte kleiner ist (so in Fig. 114). Die Casuarinen mit vielzähligen Blattwirteln, wie Casuarina pumila, vermehren die Zahl der Wirtelglieder ebenfalls durch Einschaltung neuer zwischen die bereits vorhandenen (Fig. 115). Die Arten mit nur sechsgliedrigen Wirteln, wie C. stricta, bilden alle sechs Glieder eines Wirtels simultan.

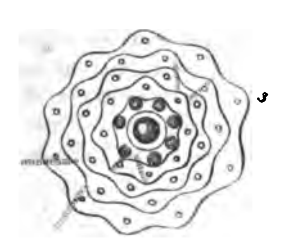


Fig. 114.



Fig. 115.

Alle der Beobachtung zugänglichen Erscheinungen des Hervorsprossens neuer Seitenachsen oder Blätter aus der Aussenfläche des Vegetationspunktes eines Stängels weisen darauf hin, dass die neuen Wachsthumsrichtungen, deren Auftreten die Seitenachsen oder Blätter in die Erscheinung ruft, nur periodisch sich geltend machen; der Art, dass im Endstück der Stängelachse während der Pause zwischen dem Erscheinen zweier consecutiver seitlicher Bildungen das Längen- und das Dickenwachsthum ein bestimmtes Gleichgewichtsverhältniss einhalten; dass aber bei Anlegung einer Seitenachse und eines Blattes unterhalb der Stängelspitze plötzlich

Fig. 114. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses des Equisetum limosum. Im Centrum der Figur das konische Achsenende, umgeben von der ringwallförmigen Anlage des ersten Blattquirls. Der nächstäussere Wirtel hat 7 Blätter gebildet; der 3te 8, von denen 6 in Blattinterstitien des 1ten fallen, und 2 vor einem solchen Interstitium stehen. Die 8 Blätter des 4ten Wirtels alterniren mit denen des 3ten. Der 5te Wirtel hat 9 Blätter, von denen 2 vor einem Blattinterstitium des 4ten stehen. Dieses Interstitium liegt von demjenigen des 2ten Wirtels, in das 2 Blätter des 3ten fallen, um etwas über ein Drittel des Stängelumfangs entfernt. Dasselbe Lagenverhältniss zu einander halten die Interstitien des 6ten und 5ten Wirtels ein, vor denen je 2 Blätter des nächstäusseren stehen. Die vor einem Interstitium des nächst inneren Wirtels stehenden Blätterpaare sind durch Schattenstreifen bezeichnet.

Fig. 115. Scheitelansicht der Endknospe eines vegetativen Sprosses einer (der C. pumila ähnlichen) unbestimmten Casuarina. Der Blattwirtel zunächst am nackten Achsenende besteht aus 9 Gliedern: der zweite ebenfalls aus 9, welche mit jenen alterniren; der dritte aus 10, von denen 8 mit 8 des zweiten alterniren; 2 aber in das 9te Blatt-Interstitium des 2ten Wirtels fallen.

1) Hofmeister, vergl. Unters. 90. Das Auftreten neuer Blätter ist dort als Gabelung der zuvor verbreiterten Zähne, der ganze Blattquirl als einziges vielzähniges Blatt aufgefasst, eine Deutung die ich nach Untersuchung der Entwickelung der analogen Bildungen bei Casuarina nicht mehr für zutreffend halte.

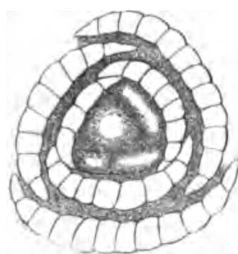
eine Steigerung des Wachsthums in einer von der Achse des Stängels spitzwinklig oder rechtwinklig divergirenden Richtung auftritt (bei simultaner Wirtelbildung in mehreren solchen Richtungen), welche von zu ihrer Hauptrichtung transversalem Wachsthume begleitet wird. Die Hauptrichtung des Wachsens des neuen Blattes oder Zweiges liegt in einer zur Stängelachse radialen Ebene. Ihr zu dieser Richtung transversales Wachsthum ist entweder nach allen Radien gleichmässig, oder (was für Blätter die Regel, für Seitenachsen die Ausnahme ist) in der Direction zweier einander gegenüber stehenden Radien bevorzugt. Diese bevorzugte Richtung, dieses Breitenwachsthum liegt — beinahe ausnahmslos — in einer Ebene, welche senkrecht ist auf der Längsrichtung der seitlichen Bildung und auf einer durch diese und die Achse des Hauptstängels gelegten Ebene. Die Verbreiterung der seitlichen Sprossung erfolgt, auf die tragende Achse bezogen, in transversaler Richtung; diese Achse aufrecht gedacht, in horizontaler Richtung. Wo jene Verbreiterung in zum Stängel tangentalschiefer Richtung geschieht, da wird dies nachweislich durch die Einwirkung äusserer Agentien, insbesondere der Schwerkraft veranlasst (§ 23), und es sind dann die tangentalschiefen Insertionsstreifen der seitlichen Bildungen in der einen Längshälfte des Stängels entgegengesetzt zu denen der anderen Längshälfte geneigt; sie bilden nicht Theile einer den Stängel in stetigem Verlaufe umkreisenden Schraubenlinie.

Der Gründer der Lehre von den Stellungsverhältnissen der seitlichen Bildungen der Pflanzen ging von der Annahme, als von einem Axiom, aus, dass die Entstehungsfolge dieser Bildungen durchweges eine an der Hauptachse schraubenlinig emporsteigende sei. In den Schriften Schimper's und in denen seiner Nachfolger ist wiederholt und mit äusserster Schärfe die Vorstellung ausgesprochen worden, die Massenzunahme der Stängel schreite überhaupt in schraubenliniger Richtung vor; die Bildung von Blättern sei eine örtliche Steigerung dieses Wachsthums, ein höherer Wogenschlag der gestaltenden Thätigkeit; daher die schraubenlinige Succession der Blätter. Das Vorkommen der Umkehr der Windung dieser schraubenlinigen Wachsthumsrichtung an einer und derselben Achse, selbst ihre Umkehr von Blatt zu Blatt mancher Stängel, z. B. der Gräser, wurde zugegeben; ihre Existenz aber wurde als ausser Frage stehend betrachtet. Wirtelbildungen wurden als Niederdrückung des Grundwendels eines schraubenlinigen Stellungsverhältnisses zur Spirale aufgefasst; die Verschiebung superponirter Wirtel gegeneinander als eine Aenderung des Maasses der Divergenz des in gleicher Richtung fortgehenden oder sich umwendenden Grundwendels gedeutet; die Wendung der Grundspirale wurde aus den der Entstehung der Blätter nachträglich folgenden Erscheinungen des Breitenwachsthums erschlossen: aus der Deckung der Blätter in der Knospe, aus der Rollung derselben. So kam Schimper zu dem Schlusse, der lange Weg der Blattstellung, die Verkettung der grossen Divergenzen eines continuirlichen Blattstellungsverhältnisses sei der von der Natur beim Aufbau des Pflanzenkörpers eingehaltene Weg [1]), und daraus floss eine Bezeichnungsweise der Divergenzen, ihrer Aenderungen bei Verschiebungen (bei denen die Verkleinerung der Divergenz, — beispielsweise vom letzten Gliede eines Wirtels zum ersten Gliede eines mit ihm alternirenden Wirtels um die Hälfte einer Interfoliardistanz, — als ein Zusatz zum langen Wege der Blattstellung, als Prosenthese behan-

1) Schimper, Ueber Symphytum, p. 77.

delt wird), die durch den Mangel an Anschaulichkeit den Lernenden fast regelmässig die Lust verdirbt.

Die Stellungsverhältnisse, bei denen gleiche Richtungen der Divergenzen eingehalten werden, gestatten die Beziehung des ganzen Verhältnisses auf einen Grundwendel, aber sie fordern diese Beziehung nicht. Die Anordnung der Zellen in den blätterbildenden Vegetationspunkten mehrzelliger Gewächse macht ebenso wenig die Unterstellung eines schraubenlinigen Ganges des Wachsthums nöthig. Die transversalen Seitenwandungen der Zellen der Aussenfläche der Stängelvegetationspunkte z. B. dreizeilig beblätterter Moose, oder sechszeilig beblätterter Equiseten sind sämmtlich zur Stängelachse senkrecht (Fig. 116). Wo tangentalschiefe Richtung dieser Wände vorkommt, hat sie augenscheinlich ihren Grund in einer, von den Basen der raschest wachsenden jüngeren Blätter auf das weiche Gewebe des Vegetationspunkts geübten Zerrung. Wo die Richtung der Divergenz von Blatt zu Blatt, von Wirtel zu Wirtel wechselt, da ist die Schimper'sche Vorstellung nur unter Anwendung der überkünstlichen Hülfshypothese häufiger Umkehrung des Grundwendels durchführbar. Auf die Aufeinanderfolge von Wirteln von abwechselnd differenter Gliederzahl, wie sie bei den Staubblättern von Rubus und Rosa vorkommt, lässt sie sich kaum noch anwenden. Und völlig unmöglich wird sie in Bezug auf die von einer Kante der Achse aus zweiseitig vorschreitende Blattbildung (Blüthen von Begonien, Papilionaceen, Cruciferen, Papaveraceen); auf die Einschaltung neuer Wirtel von Blättern in den Gürtel des Stängels unterhalb bereits gebildeter Wirtel (S. 465 ff.); auf die Einfügung neuer Blätter zwischen die Glieder eines schon vorhandenen Blattwirtels (Equiseten und Casuarinen).


Fig. 116.

Die Vorstellung vom schraubenlinigen oder spiraligen Gange der Entwickelung seitlicher Sprossungen der Pflanzen ist nicht blos eine unzweckmässige Hypothese; sie ist ein Irrthum. Ihre rückhaltslose Aufgebung ist die erste Bedingung zur Erlangung eines Einblicks in die nächsten Ursachen der Verschiedenheiten der Stellungsverhältnisse im Pflanzenreiche. Es ist ein nicht gering anzuschlagender Nebenvortheil dieser Aufgebung, dass mit ihr eine Reihe von Ausdrücken und Formeln hinfällig wird, deren Schwerverständlichkeit und Unbequemlichkeit mehr als drei Jahrzehende lang das Haupthinderniss der gedeihlichen Entwickelung eines der Hauptzweige der Morphologie gewesen ist.

§ 11.

Nächste Bedingungen der Grösse der Divergenzen seitlicher Sprossungen einer Achse.

Es ist eine durchgreifende Erfahrung, dass neue Blätter (oder Seitenachsen) an denjenigen Orten über den Umfang des im Zustande des Vegetationspunktes

Fig. 116. Scheitelansicht des Stängelendes des Mooses Fontinalis antipyretica. Sechs der dreizeiligen Blätter sind quer durchschnitten. In Mitte der drei jüngsten die Scheitelzelle des Stängels mit 2 von ihr abgeschiedenen Segmentzellen (nach einer Zeichnung N. C. Müller's

befindlichen Stängelendes (oder Stängelgürtels) hervortreten, welche am weitesten von den Seitenrändern der Basen der nächst benachbarten, bereits vorhandenen Blätter entfernt sind. Diese Regel erleidet nur drei Reihen von Ausnahmen: die erste bei der einseitigen Förderung der Entwickelung, wie sie in dem Beginne der Blattbildung an der einen Kante einer Achse, dem Fortschreiten des Hervortretens von Blättern nach der entgegengesetzten Kante hin in den Blüthenknospen von Begonien, Resedaceen und Papilionaceen auftritt (S. 463); eine Förderung, welche ihren Grund in hoher Empfindlichkeit der betreffenden Achsen gegen die Einwirkung äusserer Einflüsse, insbesondere der Schwerkraft, haben mag (§ 23). Zweitens bei ausserordentlicher Beschleunigung der Entwickelung zahlreicher Blattgebilde, welche beinahe simultan im ganzen Umfange einer nicht ganz schmalen Zone des Stängels erfolgt, — eine Beschleunigung, vermöge deren der Entstehungsort der Glieder eines Wirtels nicht durch die Einfügungsstellen der nur ganz kurz vor ihnen entstandenen Glieder desselben und der allernächsten Wirtel geregelt erscheint, sondern durch die Stellungsverhältnisse des nächst vorausgehenden Wirtels, dessen Glieder schon einen höheren Grad der Ausbildung erlangt haben. So bei der Anlegung über einander stehender Wirtel der Kronen- und Staubblätter der Primeln, bei der Entwickelung der Staubblätter der Papaveraceen, welche an zweien oder dreien, um $^1/_2$ oder $^1/_3$ des Achsenumfangs von einander entfernten Punkten anhebt und seitwärts fortschreitet (S. 482). Drittens endlich bei grosser Verlangsamung der Aufeinanderfolge der Entstehung der Blätter, bei welcher es geschieht, dass ein Blatt genau über dem andern steht; wie bei den Riccien (S. 467), den Seitenachsen von Tofieldia und Calla. In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber befindet sich die Stelle, an welcher ein neues Blatt zunächst als wenig umfangreiche, warzenförmige Protuberanz über den Umfang des Stängelendes sich erhebt, in der Durchschnittslinie einer radial durch die Stängelachse gelegten Ebene mit der Aussenfläche des Stängels, welche Ebene den Raum zwischen den Seitenrändern der beiden nächst älteren Blätter, oder — wenn die Blätter schon in früher Jugend mehr als die Hälfte des Stängelumfangs einnehmen, — den Raum zwischen den Seitenrändern der Basis des einen nächst älteren Blattes, genau in der Mitte schneidet. Das als schmales Wärzchen aufgetretene neue Blatt verbreitert seine Basis, die streifenförmige Stelle seiner Insertion in den Stängel, in einem Maasse, welches bei verschiedenen Pflanzenformen in einem sehr verschiedenen Verhältnisse zum Maasse des gleichzeitig stattfindenden Dickenwachsthums des Stängels, zu der gleichzeitig vor sich gehenden Zunahme der Peripherie desselben, steht. Ein Blatt, dessen Insertionsstreifen bald nach dem ersten Hervortreten kaum $^1/_3$ des Stängelumfangs betrug, kann später mit seiner Basis völlig stängelumfassend werden (z. B. an älteren Stöcken der Isoëtes lacustris); oder es kann die Breite der Insertionsstelle, welche zeitig $^2/_5$ des Stängelumfangs betrug, weiterhin auf weniger als $^1/_5$ desselben sinken, z. B. bei Sarothamnus scoparius, Jasminum fruticans. Von dem Verhältnisse nun, in welchem dieses Breitenwachsthum der Basis des jeweiligen jüngsten Blattes — oder der zwei, drei und mehr jüngsten, ihre Vorderflächen unmittelbar dem nackten Achsenende zukehrender Blätter — zu der Zunahme des Umfangs des Stängels an der Insertionsstelle der betreffenden Blätter in dem Momente steht, zu welchem ein neues Blatt aus dem Stängelende sich zu erheben beginnt; — von diesem Verhältnisse zeigt sich der Entstehungsort des neuen Blattes bedingt.

Bleiben diese Verhältnisse für eine Reihe successiv gebildeter Blätter constant, so halten diese Blätter unter sich gleiche Divergenzen ein. Aendern sich jene Verhältnisse, so variiren auch die Divergenzen.

Sehr viele Achsen beginnen die Blattbildung mit Anlegung eines einzigen, einzeln am Stängel stehenden Blattes. So die embryonalen Achsen und die Seitenachsen der Polypodiaceen, Isoëten, Rhizocarpeen, die der monokotyledonen Phanerogamen, und selbst einzelner Dikotyledonen[1]. Wo die Blattbildung mit Anlegung eines Wirtels anhebt, da tritt in der Zahl der Glieder dieses Wirtels eine ähnliche Einfachheit der Verhältnisse hervor, wie sie zwischen den verschiedenen Wachsthumsrichtungen an blattlosen Achsen in der Anordnung der Zellen sich zu erkennen giebt. Wenn das Dickenwachsthum blattloser Achsen in bestimmten Richtungen intensiver ist, als in den übrigen, da divergiren diese Richtungen geförderten Wachsthums, auf eine zur Achse senkrechte Fläche projicirt, bei Zweizahl um die Hälfte, bei Dreizahl um ein Drittel, bei Vierzahl um ein Viertel des Umfanges der Achse (S. 140). Verwickeltere Verhältnisse sind bis jetzt noch nicht beobachtet. Die Bildung eines mehrzähligen Blattwirtels ist eine örtliche und rasch vorübergehende, hohe Steigerung des Dickenwachsthums in mehreren geförderten Richtungen innerhalb einer schmalen Stängelzone; so vieler Wachsthumsrichtungen als der Wirtel Blätter zählt. Die Zweizahl der Glieder des erstgebildeten Blattwirtels einer Achse ist der weitaus häufigste Fall: embryonale Achsen der Dikotyledonen und Selaginellen, seitliche Achsen der meisten angiospermen Dikotyledonen und der Coniferen. Dreigliedrige Wirtel sind seltener: Stämmchen der Moose (der Wirtel ist hier eine flach ansteigende schraubenlinige Aufeinanderfolge dreier Blätter, die weiterhin durch Streckung der Internodien weit auseinander gerückt werden), embryonale Achsen von Equisetum, Pinus canadensis (meistens) und anderer Coniferen; ausnahmsweise, als Abnormität, kommen auch 3 Kotyledonen bei einzelnen Individuen dikotyledoner Pflanzen vor: ich sah deren bei Quercus Robur pedunculata und Coffea arabica. Wirtel mit mehr als 3 Gliedern finden sich als Anfang der Blattbildung neuer Achsen nur an den Embryonen der Abietineen[2] und an den Seitensprossen besonders robuster Equisetumformen. Auch die meisten Achsen mit einzeln stehendem ersten Blatte, deren spätere Blätter nach Divergenzen $< 1/2$ und $> 1/3$ geordnet sind, bringen das

---

1) Dikotyledonen mit nur einem Kotyledon sind z. B.: Trapa, Bunium Bulbocastanum, Ranunculus Ficaria, Corydalis solida. Solche mit einzeln stehendem ersten Blatte seitlicher Sprossen: Hedera, Ampelopsis cordata, Aristolochia Sipho.

2) Ob die vielgliedrigen Wirtel der Kotyledonen von Pinus Pinea, Pinus Strobus z. B. einfache Wirtel seien, ist durch Untersuchung der ersten Anlegung zu ermitteln: die Arbeit Duchartre's (Ann. sc. nat. 3. sér. 10, 207) giebt über diesen Gegenstand keinen Aufschluss; sie sucht darzuthun, dass die Kotyledonen der Embryonen aus reifen Samen als zwei Gruppen bildend und somit als Lappen nur zweier Kotyledonen angesehen werden können. Die Irrthümlichkeit dieser Auffassung erhellt schon daraus, dass an die 3- und 5gliedrigen Kotyledonenwirtel von Pinus canadensis die Stellung der weiteren Blätter der embryonalen Achse unmittelbar sich anschliesst. Sehr wahrscheinlich beginnt die Bildung mit der Anlegung dreier, um $1/3$ divergirender Blätter, die ihre Basen ungleich verbreitern und zwischen denen die übrigen als Glieder eines Stellungsverhältnisses der Hauptreihe eingeschaltet werden. Die Entwickelung verläuft sehr rasch; es ist mir in zwei auf einander folgenden Jahren nicht geglückt, der Zwischenzustände embryonaler Achsen zwischen der Blattlosigkeit und der Vollzähligkeit der Kotyledonen habhaft zu werden.

zweite Blatt um die Hälfte, wenige um ein Drittheil, noch wenigere um ein Viertheil des Stängelumfangs vom ersten seitlich entfernt vor. Oefters wird eine zweizeilige oder dreizeilige Stellung eine lange Reihe von Blättern hindurch eingehalten, um erst später in ein verwickelteres Stellungsverhältniss überzugehen. Es gilt dies sowohl von embryonalen Achsen, als von lateralen Achsen, die an bereits beblätterten relativen Hauptachsen entspringen; von letzteren, dafern das erste Blatt der Seitenachse nicht schon in frühester Jugend unter dem Einfluss des nächsten Blattes der Hauptachse (des Stützblattes blattachselständiger Seitenzweige) angelegt wird.

Die meisten Monokotyledonen, deren spätere Blätter dreizeilig (vertical oder tangentalschief dreizeilig) stehen, bilden das zweite Blatt dem ersten gegenüber, sowohl an Keimpflanzen als an seitlichen Achsen; so z. B. an den Embryonen bei Aloë vulgaris Dec., Aloë semimargaritifera, Carex Grayi, Allium Cepa [1]) und anderen Arten dieser Gattungen; — an seitlichen Achsen bei Lilium, Ornithogalum nutans und anderen Liliaceen, bei Orchis, Neottia nidus avis [2]), Luzula pediformis, maxima und albida. — Isoëtes lacustris stellt die ersten 10 bis 12 Blätter der Keimpflanze genau zweizeilig; dann tritt schief dreizeilige Anordnung der Blätter ein. Die ersten 3—4 Blätter seitlicher Achsen von Luzula maxima stehen zweizeilig; erst bei den späteren wird die Divergenz $< 1/2$.

Bestimmung des Entstehungsorts der jüngsten seitlichen Bildung durch die eine nächst ältere. Der Entstehungsort eines neu auftretenden Blattes wird durch das Maass der Verbreiterung des Grundes des letzt zuvor gebildeten Blattes allein bestimmt, wenn das Blatt bis zum Hervortreten des nächst jüngeren Blattes seine Basis bis auf mindestens die Hälfte des Stängelumfanges verbreitert; — mit anderen Worten, wenn zwischen der Anlegung zweier consecutiver Blätter ein relativ langer Zeitraum verfliesst, während das Breitenwachsthum der Blattbasen vergleichsweise rasch erfolgt. Dann ist am blätterbildenden Vegetationspunkte der Achse die von oben her erste Lücke zwischen Blatträndern zwischen den beiden Rändern eines und desselbe Blattes gelegen; oberhalb dieser Lücke erhebt sich aus dem nackten Stängelende die wärzchenförmige Anlage des jüngsten Blattes. Dieser Fall ist weit verbreitet unter den Monokotyledonen. Bei Dikotyledonen, Gefässkryptogamen und Muscineen findet er sich nur bei zweizeilig beblätterten Achsen (z. B. bei Celtis, Castanea, Ulmus, Alnus, Vitis, Ampelopsis, Sämlingen von Isoëtes lacustris, den oberirdisch entwickelten Theilen der Sprossen der Arten von Fissidens). Bei gerade und bei schief dreizeiliger Stellung der Blätter von Dikotyledonen und Gefässkryptogamen umstehen stets mindestens drei jüngste Blätter den Scheitel einer Blattknospe; auch bei den Pflanzen, deren Blattbasen auf einem wenig späteren Entwickelungszustande mehr als die Hälfte des Stängelumfangs umfassen, wie z. B. Alnus.

Wenn auf ein Blatt ein zweites in jenem genau gegenüber stehender Stellung folgen soll, so verbreitert der Grund des ersten Blatts seine Seitenränder gleichmässig bis zum Zeitpunkte des Hervortretens des zweiten Blatts. Im Momente dieses Hervortretens hat dar Grund des ersten Blatts einen bestimmten Theil des Umfangs des Stängels umfasst. Die Mitte der Lücke zwischen den Rändern der Blattbasis liegt der Mediane des ersten Blatts genau gegenüber. In dieser Mitte

1) Siehe Irmisch, Morphol. der Knollen- u. Zwiebelgewächse, Berlin 1850, Taf. 6, Fig. 28 u. a. O. — 2) Derselbe, ebend. Taf. 8, Fig. 9, 10.

tritt das zweite Blatt hervor. Nach seiner Anlegung kann das noch fortdauernde Breitenwachsthum des Grundes des ersten Blattes am einen Rande das des andern überwiegen; — auf den Entstehungsort des inzwischen bereits gebildeten zweiten Blattes hat diese Ungleichheit keinen Einfluss mehr. Bleibt die Verbreiterung des Grundes jedes während der ferneren Entwickelung des Sprosses neu entstandenen Blattes beiderseits gleichmässig bis zur Bildung des nächstjüngeren Blattes, so bleibt die Blattstellung dauernd zweizeilig. So bei den Irideen und Gräsern (Fig. 117, 118), bei den zweizeilig beblätterten Papilionaceen, wie Astragalus Cicer, Trifolium medium. (Die ungleich starke und ungleich rasche Verbreiterung der Seitenränder des Blattgrundes, auf welcher die wechselwendige Rollung der Blattscheiden der Gräser beruht, tritt für jedes Blatt erst geraume Zeit nach dem Momente ein, zu welchem das nächst höhere Blatt angelegt wurde). Verbreitert aber ein neu entstandenes Blatt den einen Seitenrand seines Grundes rascher, als den anderen, bevor das nächst jüngere Blatt sich bildet, so entsteht dieses, weil in der Mitte der Lücke zwischen beiden Seitenrändern, der Mediane des ersten nicht genau gegenüber, sondern zur Seite gerückt. Die beiden Blätter stehen nach einer Divergenz, welche kleiner ist, als $^1/_2$; wie das mit 2 und das mit *I* bezeichnete Blatt der beistehenden schematischen Figur, welche den Uebergang von einer Stellung nach der Divergenz $^1/_2$ zu der nach der Divergenz $^2/_5$ zeigt. Derart verhalten sich z. B. Musa paradisiaca und Cavendishii. Die eine Seitenhälfte des Blattes umfasst beim Auftreten des nächstjüngeren Blattes etwa $^3/_9$, die andere

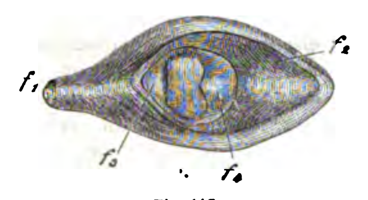
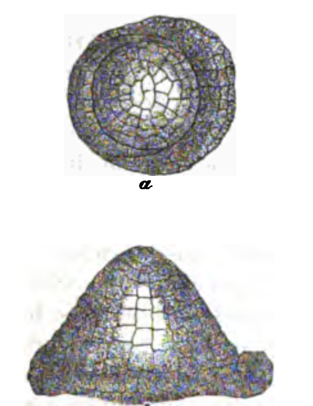


Fig. 117.



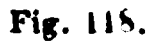


Fig. 118.

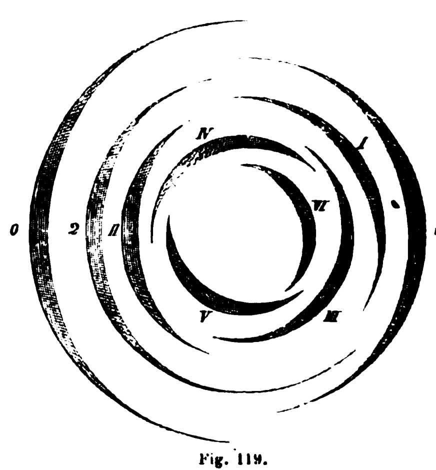


Fig. 119.

Fig. 117. Scheitelansicht einer Blattknospe der Iris florentina. *f1*, *f2*, *f3*, *f4* sind die vier jüngsten Blätter. Die Seitenränder der Basis des zweitjüngsten Blattes umfassen das Stängelende beim Auftreten des jüngsten etwa zu zwei Dritttheilen.

Fig. 118 *a*. Ende eines beblätterten Sprosses des Elymus arenarius in der Scheitelansicht. Die Seitenränder des jüngsten Blattes (links) umfassen das Stängelende gleichmässig bis auf $^2/_3$, diejenigen des zweitjüngsten Blattes (rechts) sind ebenfalls gleichmässig verbreitert. Vergr. 120. — Fig. *b*. Seitenansicht eines ebensolchen Stängelendes. Vergr. 160.

$^5/_9$ des Stängelumfangs. Die Divergenz wird $^3/_7$ (Fig. 120). Sie bleibt annähernd constant, wenn dieses Verhältniss der Verbreiterung der beiden Seitenhälften des letztgebildeten Blattes bis zum Auftreten des nächsten dauernd das Gleiche oder nahezu Gleiche bleibt; wie bei den Musen (bei einem Exemplar der Musa sanguinea z. B. $^2/_5$), den Arten von Aloë, Agave u. s. w. Die Divergenz schwankt dagegen unstät, bald näher an $^1/_2$ bleibend, bald weiter sich davon entfernend,

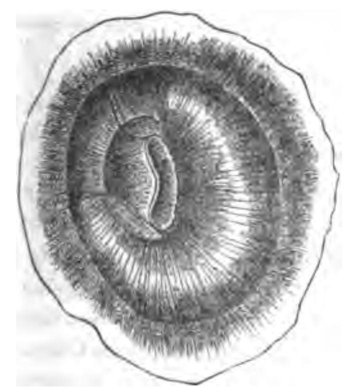


Fig. 120.

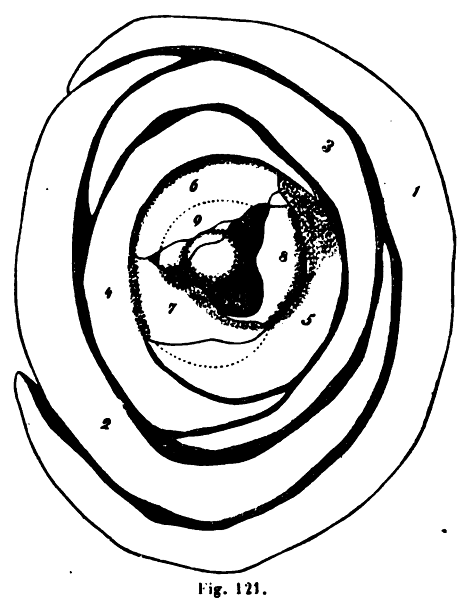


Fig. 121.

wenn das Ueberwiegen der Verbreiterung des einen Seitenrandes der Blattbasis über dasjenige des anderen an verschiedenen Blättern bald mehr, bald minder beträchtlich ist; wie bei den Arten von Luzula (Fig. 121), bei Chlorophytum Gayanum. Immer aber bleibt der Grundwendel des Stellungsverhältnisses gleichsinnig gewunden, falls an einem gegebenen Sprosse es immer die rechte oder immer die linke Längshälfte eines jeden Blattes ist, welche vorwiegend sich verbreitert. Dabei ist dann die bevorzugte Verbreiterung jeder Blattbasis [1]) der kleinen Divergenz entgegen gerichtet.

Besonders deutlich werden diese Verhältnisse, wenn auf abwechselnd zweizeilige Stellung an der nämlichen Achse eine schief oder gerade dreizeilige, oder eine dreizeilig decussirte folgt. So bei Luzula maxima, wo die ersten 3—4 Blätter seitlicher vegetativer Achsen — Niederblätter ohne Laubspreite und ohne Chlorophyll — genau median zweizeilig stehen und die Seitenränder ihrer Insertionen in die Achse gleichmässig verbreitern, bis auf das letzte

Fig. 120. Scheitelansicht des Endes eines jungen vegetativen Sprosses der Musa Cavendishii. Rechts das zweitjüngste, links das jüngste Blatt; zwischen beiden das nackte Achsenende.

Fig. 121. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Luzula pediformis. In der Mitte das nackte Achsenende. Das jüngste Blatt (10) umfasst dasselbe zu etwa $^1/_3$, das Blatt 9 zu fast $^1/_2$, 7 und 8 zu weniger als $^1/_3$ u. s. f. Divergenz von 7 und 8, 8 und 9 beiläufig $^1/_3$, zwischen 9 und 10 fast $^1/_2$.

1) Die Verbreiterung des Blattes oberhalb des Einfügungsstreifens in den Stängel kann dabei in umgekehrter Richtung gefördert sein. So bei Chlorophytum Gayanum, dessen Blätter meist (nicht immer) im Sinne der grossen Divergenz gerollt sind.

dieser Blätter, welchem ein Blatt in kleinerem Divergenzwinkel folgt; dem minder verbreiterten Seitenrande genähert. Noch anschaulicher zeigt sich Aehnliches an den Blüthen von Iris. Die der Blume vorausgehenden Blätter (Vorblätter) der Achsen der unteren seitlichen Blüthen von Iris florentina, sambucina, pallida u. A. sind zu dreien vorhanden, und stehen zweizeilig; das erste und dritte median nach hinten, das zweite nach vorn. Das erste und zweite verbreitern ihre Basis gleichmässig, das dritte dagegen umfasst mit dem einen Seitenrande den Stängel zu beiläufig $^2/_9$, mit dem anderen zu $^4/_9$. Ungefähr ein Dritttheil des Stängelumfangs, schräg nach vorn gerichtet, wird von der Basis des dritten Vorblatts frei gelassen, und über dieser Lücke steht das erste Blatt des äusseren Kreises des Perianthium.

Bestimmung des Entstehungsorts der jüngsten seitlichen Bildung durch zwei oder mehrere nächstältere. Bei der Mehrzahl der Dikotyledonen, Gefässkryptogamen, Laubmoose und Jungermannieen — soweit die Beobachtung reicht bei allen mit drei- und mehrzeiliger, zerstreuter Blattstellung — ist im Momente des Hervortretens eines jüngsten Blattes der Stängel von dem Grunde des nächstälteren, nächstniedrigen Blattes nicht zur Hälfte oder mehr umfasst. Die Aussenfläche der Stängelspitze zeigt, von ihrem Scheitel abwärts verfolgt, mindestens einen zwischen den Rändern zweier verschiedener Blätter verlaufenden Längsstreifen, der nicht von der Einfügungsstelle eines Blattes eingenommen wird. War das Breitenwachsthum der Blattbasen oder nicht durch Blätter gestützter Seitenachsen besonders gering, so können an dem Stängelende 2 und mehr (beobachtet sind bis 10, Inflorescenz von Amorpha fruticosa) solcher zwischen zwei die Achsenspitze zunächst umstehenden seitlichen Bildungen vorkommen. Dafern nicht zwei oder mehrere Blätter dem Stängel in gleicher Höhe entspringen, ist auch unter den zahlreichen Lücken eine deutlich die breiteste. Oberhalb der einzigen, oder wenn mehrere vorhanden der breitesten Lücke tritt das neu entstehende Blatt über den Umfang der Stängelspitze hervor.

In keinem der untersuchten, sehr zahlreichen derartigen Fälle wurde an einem der zwei jüngsten Blätter eine merkliche Begünstigung des Breitenwachsthums eines der Seitenränder der Blattbasis vor dem anderen beobachtet. Die Blätter des obersten, dem Knospenende nächst benachbarten Umgangs des Stellungsverhältnisses verbreitern die beiden Hälften ihrer Einfügungsstreifen gleichmässig, auch da, wo die Umgänge vielgliedrig sind (11zählig z. B. im Blüthenstand von Amorpha). Eine Förderung des Breitenwachsthums des einen Seitenrands der Blattbasis vor dem des anderen tritt erst an Blättern ein, welche aus dem obersten Umgang des Stellungsverhältnisses ausgeschieden sind oder eben ausgeschieden werden. An den jüngsten, die nackte Stängelspitze zunächst umstehenden Blättern bestimmt allein das zu beiden Seiten der Mediane noch gleichmässige Breitenwachsthum der Blattbasis im Ganzen die Lage und die Weite der Lücken zwischen den Seitenrändern.

Ist (unter der Voraussetzung eines gleichbleibenden Verhältnisses des Breitenwachsthums der Blätterbasen zum Dickenwachsthum des Achsenendes) die Intensität des Breitenwachsthums des Grundes eines im gegebenen Zeitpunkte jüngsten Blattes — es möge B heissen — derjenigen des um $^1/_3$ des Stängelumfanges von ihm entfernten zweitjüngsten Blattes — welches mit C bezeichnet werden möge — gleich, dann erhält der (auf eine zur Stängelachse verticale Ebene projicirte) Bogen des Stängelumfangs zwischen den einander abgewendeten Rändern der Blätter B und C eine solche Lage, dass die aus der Mitte seiner Sehne

nach den Medianpunkten von *B* und *C* gezogenen Linien mit dieser Sehne gleiche Winkel bilden. Ueber diesem Mittelpunkt der Chorda entsteht das nächste Blatt *A*; es folgt auf das Blatt *B* mit einer Divergenz von $^1/_3$ des Stängelumfangs. Wenn dagegen jedes Blatt in seiner frühen Jugend, so lange es das der Stängelspitze nächste ist, seine Basis rascher verbreitert (in beistehender Figur um die Stücke *a b* und *a' b'*), als auf dem etwas späteren Entwickelungszustande, während dessen ein jüngeres Blatt höher an der Achse steht; — so entfernt sich, da während des Zeitabschnittes zwischen der Anlegung der Blätter *B* und *A* die Basis des Blattes *B* relativ beträchtlicher in die Breite wuchs, als die des Blattes *C*, der von drei, den Vordergränzen der Blattinsertionsstreifen parallelen, vom Scheitelpunkt äquidistanten Bögen umgebene Mittelraum der Scheitelfläche des Achsenendes von der Form eines gleichseitigen sphärischen Dreiecks, und nähert sich der eines gleichschenklig recht- oder stumpfwinkligen, indem sein von den Bögen *A*, *C* gebildeter Winkel (*α* beistehender Figur) sich öffnet, seine von den Bögen *A*, *B* und *C*, *B* gebildeten Wirtel *β* und *γ* sich verengern. Das Blatt *A* folgt dann auf das Blatt *B* nach einer Divergenz, die grösser ist als $^1/_3$ der Peripherie des Stängels; um so grösser, je mehr das Breitenwachsthum des Grundes von *B* das von *C* überwog. So kommen an Achsen, deren Blattstellung mit der Divergenz $^1/_3$ anhebt, Divergenzen von $^3/_8$ bis $^2/_5$ zu Stande. Sie werden dauernd beibehalten, wenn fort und fort das Verhältniss des Breitenwachsthums der Einfügungen der beiden jeweilig jüngsten Blätter der Art abgemessen ist, dass die Mitte der Lücke zwischen den einander abgewendeten Rändern beider um den gegebenen Divergenzwinkel vom Medianpunkte des Blattes *B* in dem Momente absteht, wo das Blatt *A* hervorzutreten beginnt.

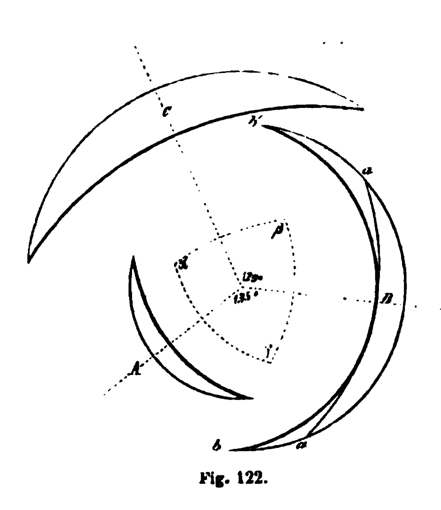


Fig. 122.

Der umgekehrte Fall, dass das Breitenwachsthum des Blattgrundes im zweiten Stadium der Jugend (während dessen ein noch jüngeres Blatt höher an der Stängelspitze hervergetreten ist) eine Beschleunigung erfährt im Vergleich mit dem ersten Stadium (während dessen das Blatt das jüngste, oberste des Stängels ist); — in welchem Falle der Winkel *γ* offener, der Winkel *α* spitzer, die Divergenz, unter welcher *A* auf *B* folgt, kleiner als $^1/_3$ werden würde — dieser Fall ist nirgends beobachtet und kommt wahrscheinlich auch nicht vor; — alle Erfahrungen weisen darauf hin, dass die Intensität des Breitenwachsthums des Blattgrundes von der Anlegung des Blattes an nur ab-, nicht zunimmt.

Tritt eine laterale Sprossung, eine Seitenachse oder ein Blatt, nahe unter dem Scheitelpunkte eines Achsenendes über dessen Aussenfläche hervor, so wirkt sie, indem sie einen Theil der Masse des über ihr erhabenen Hauptachsenendes

Fig. 122. Schema der Aenderung der Divergenz von 120° ($= ^1/_3$) in die von 135° ($= ^9/_{24} > ^3/_8 < ^5/_{13}$).

in das Dickenwachsthum ihrer Basis hineinzieht, dahin dass die ihr zugewendete Böschung des Achsenendes abgeflacht, minder steil gemacht wird. Dies ist eine Erscheinung, die an jedem gelungenen Längsdurchschnitt eines in Blattbildung begriffenen Achsenendes constatirt werden kann (vergl. z. B. Fig. 123). Beson-

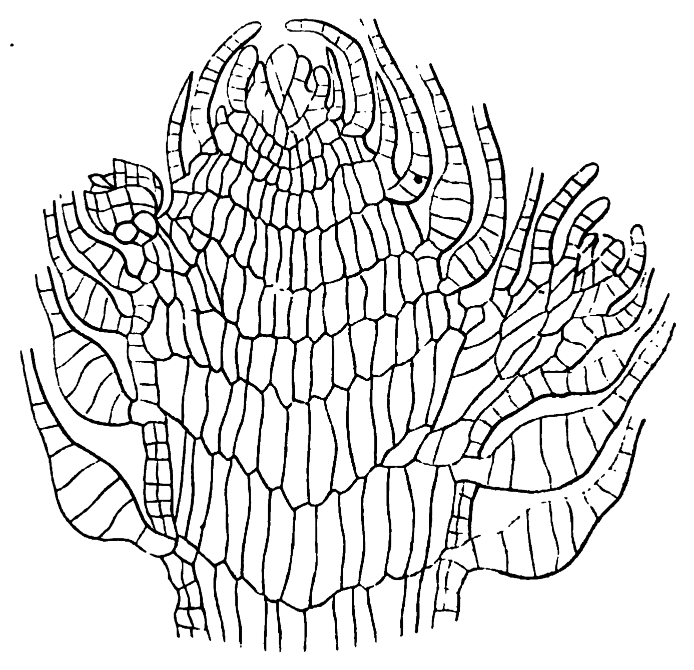


Fig. 123.

ders anschaulich ist das Verhältniss auch an den flach kegelförmigen Stammknospen der grösseren Farrnkräuter, z. B. Pteris aquilina, Aspidium filix mas, ferner bei Tradescantia virginica, Salix triandra, Trifolium medium). Bis zum Beginn des Hervortretens der nächsten seitlichen Sprossung, des nächsten Blattes nimmt das nackte Achsenende, während es sich verlängert, eine genau paraboloïdische oder konische Form wieder an, wobei sein Scheitelpunkt sich merklich von der Insertionsstelle des letztzuvor gebildeten Blattes entfernt. Diese Entfernung ist besonders deutlich in der Scheitelansicht dicht beblätterter Sprossen. Die Differenz der Distanz der Vorderflächen der beiden jüngsten Blätter von dem jeweiligen Scheitelpunkte des Achsenendes ist, besonders unmittelbar nach Anlegung des jüngsten Blattes, erheblich grösser, als die Differenz der Entfernungen der Vorderflächen des zweitjüngsten und des drittjüngsten Blattes vom Stängelscheitelpunkte (vergl. die Fig. 75—79, 82—84, S. 456—59). Es wird von Blattbildung zu Blattbildung ein anderer Ort der gewölbten Scheitelfläche des Achsenendes zu deren Scheitelpunkte. Da diese Veränderung des Orts in der Richtung von der Vorderfläche des jeweilig

Fig. 123. Längsdurchschnitt des Endes eines Hauptstängels des Sphagnum cymbifolium mit zwei Seitensprossen, von denen der jüngere (links) in der Aussenansicht erblickt wird. Die stufenähnliche Anordnung der je einem Stängelsegment angehörigen Zellreihen verschwindet schon am 9ten Segment, vom Scheitel rückwärts gezählt. Vergr. 300.

jüngsten Blattes hinweg erfolgt, so stellt eine Linie, welche die Stellen verbindet an denen sich in aufeinander folgenden Momenten der Scheitelpunkt des Achsenendes befand, bei zweizeiliger Blattstellung eine der Achse parallel ansteigende Zickzacklinie dar; bei gerade oder schräg dreizeiliger eine die Achse umkreisende, gebrochene Schraubenlinie [1]. — Der von den oberen Gränzen der Insertionen der drei jüngsten Blätter einer Pflanze mit Blattdivergenz $< \frac{1}{2} > \frac{1}{3}$ umschlossene Raum hat (wie oben gezeigt) unmittelbar nach Anlegung je eines neuen Blattes annähernd den Umriss eines recht- oder stumpfwinkligen sphärischen Dreiecks. Der eine spitze Winkel desselben (derjenige, welcher von den beiden jüngsten Blättern gebildet wird) ist gleich der Hälfte der Differenz zwischen der grossen und der kleinen Divergenz (z. B. bei der Figur 133, S. 496, $= \frac{225^0 - 135^0}{2} = 45^0$). Dieser dreieckige Raum nimmt bis zur Bildung des nächsten Blattes an Grösse zu, aber nicht gleichmässig: die durch das jüngste Blatt gebildete Seite wächst am raschesten, die durch das älteste gebildete am langsamsten. Der eingeschlossene Raum verschiebt sich, wachsend, zunächst zu einem gleichseitigen, weiterhin wieder zu einem stumpfwinkligen sphärischem Dreieck. Dann, oder auch schon nach Erreichung der gleichseitigen Dreieckform, tritt die Bildung eines neuen Blattes ein; der Ort dieser Bildung ist von den Rändern der beiden letzten Blätter gleichweit entfernt. Mit anderen Worten: der Querschnitt des nackten Achsenendes über der Einfügung des jüngsten Blattes hat unmittelbar nach dem Hervortreten eines solchen ausgeprägte Dreieckform (immerhin mit Abrundung der Ecken); in der Zeit zwischen der Anlegung zweier aufeinander folgender Blätter nähert jener Querschnitt, durch allseitiges Dickenwachsthum des Achsenendes, seine Gestalt dem Kreise. Die Ränder der beiden jüngsten Blätter, welche die breitere Lücke begränzen, werden dadurch absolut weiter (bei gleichbleibender Divergenz aber nicht um einen grösseren Bogen des Stängelumfangs) von einander entfernt, als sie es in der ersten Zeit nach Anlegung des jüngsten Blattes waren.

Die Betrachtung der Scheitelflächen von Polytrichineen-Blattknospen ist besonders geeignet, diese Verhältnisse zu veranschaulichen, da hier in der Gestalt und Anordnung der Aussenflachen der von der Stängelscheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen (Stängelsegmente, Grössen und Stellungsverhältnisse der Blätter sich ausdrücken. Fig. 124 zeigt den Scheitel eines Stängels der Catharinea undulata, deren Blätter nach $\frac{3}{8}$ stehen. Von den drei innersten, nicht mit Ziffern bezeichneten Blattanlagen ist die unterste *A*, die links *B*, die rechts *C*. Der Winkel (er heisse α), den eine von der Mitte der oberen Gränzwand von *A* nach der Mediane von *B* gezogene Linie mit dieser Gränzwand bildet, ist augenscheinlich spitzer als der Winkel β, zwischen der gleichen Gränzwand und einer von ihrer Mitte nach der Mediane von *C* gezogene Linie. In Fig. 125, Stammscheitel desselben Mooses mit einer Divergenz der Blätter, die kleiner ist als $\frac{3}{8}$, aber grösser als $\frac{1}{3}$ (sie ist etwa $= \frac{4}{11}$), ist die Differenz der Winkel α und β weit geringer; in Fig. 126, Scheitel eines Stämmchens von Polytrichum formosum, dessen Blätter unter einer zwar etwas $\frac{1}{3}$ übertreffenden, aber hinten $\frac{4}{11}$ zurückbleibenden Divergenz stehen, ist die Divergenz beider Winkel kaum merklich.

Bei den Laubmoosen mit gerade und schief dreizeiliger Blattstellung nimmt die Einfügungsstelle jedes jungen Blattes einen Bogen des Stängelumfangs ein, welcher dem Divergenzwinkel

---

1 Aus der Form und Anordnung der jeweiligen Scheitelzellen blattloser Achsen und einfacher Blätter geht hervor, dass bei diesen ähnliche Ortsveränderungen des Scheitelpunkts stattfinden; siehe im 1. Abschnitte S. 180.

der Blattstellung entspricht. Ganz gleichartig ist dieses Verhältniss bei den mit ebensolcher Blattstellung begabten Coniferen (Fig. 127), bei Polygala (vergl. die Fig. 79, 84, S. 457, 59). In solchen Blattknospen sind drei schmale, von Blattinsertionen freie Lücken zwischen den Ran-

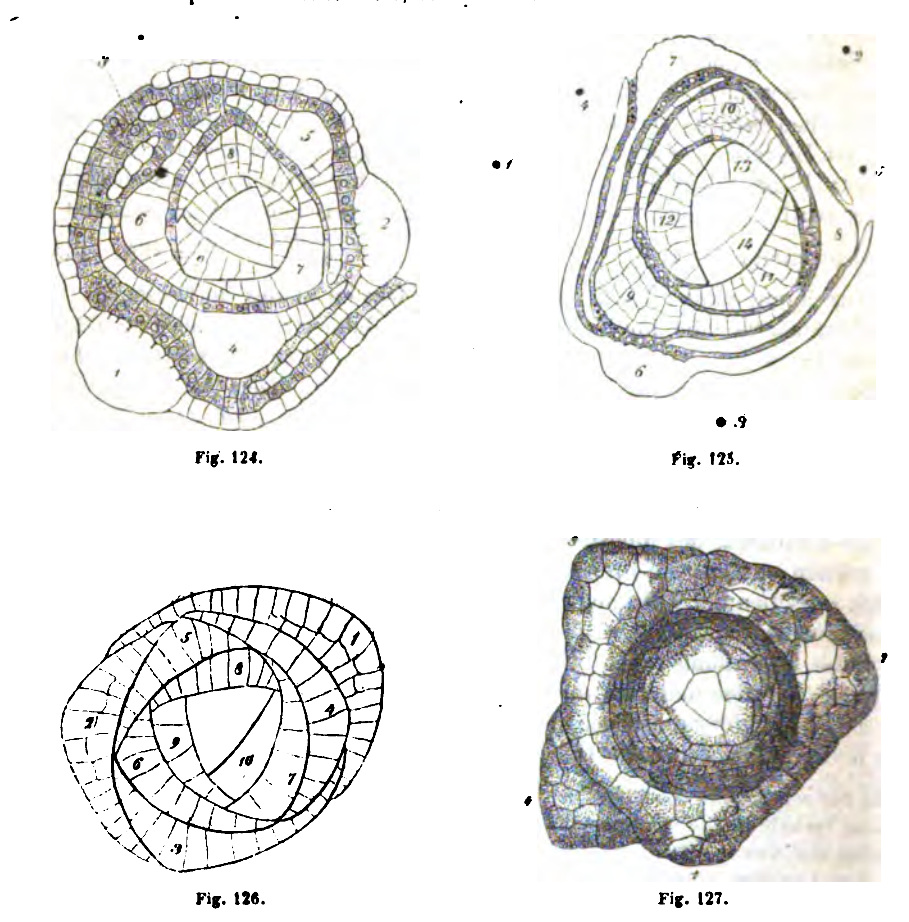


Fig. 124. Fig. 125.

Fig. 126. Fig. 127.

Fig. 124. Querdurchschnitt des Knospenendes eines Stämmchens der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd (etwas grösser als) $^3/_8$ stehen, Vergrösserung 200. Das 3te Blatt (von aussen her gezählt) ist verkümmert, das 4te und 3te sind nur halbseitig ausgebildet, ohne dass durch diese Abnormitäten die Regelmässigkeit des Stellungsverhältnisses gestört wäre.

Fig. 125. Aehnlicher Querdurchschnitt, von einem Stämmchen desselben Mooses genommen, dessen Blätter nach der Divergenz $^4/_{11}$ stehen, bei 300facher Vergrösserung. Der Schnitt ist, ebenso wie bei der folgenden Figur, dicht über der Stängelspitze geführt; man sieht im Mittelpunkte der Zeichnung die dreiseitige Scheitelfläche der Terminalzelle der Achse. Die Stellung der Blätter 1—5 ist nur durch schwarze Kreise angegeben, welche die Orte ihrer Mittelrippen ausdrücken. Die lichten Kreise vor den Mittelrippen der Blätter 6—9 sind quer durchschnittene Haare.

Fig. 126. Mittelregion eines ähnlichen Querdurchschnitts des Polytrichum formosum Divergenz $< ^4/_{11}$

Fig. 127. Scheitelansicht des Endes einer Blattknospe von Pinus Cedrus L. (Libani). Die hoch erhabene, blattlose Achsenspitze ist von den 3 jüngsten Blättern umstanden, zwischen deren 1ten und 3ten die Spitze des tiefer stehenden 4ten hervor ragt.

dern der drei jüngsten Blätter vorhanden. Wo die Verbreiterung der Blattbasen absolut rascher vor sich geht, wie bei den mit Stipulen versehenen Blättern der Cupuliferen, Rosaceen, Leguminosen, Ribesiaceen mit schräg dreizeiliger Blattstellung, ist durch die starke Verbreiterung der Basis des jeweilig drittältesten Blatts die Zahl solcher Lücken auf zwei beschränkt (Fig. 128). Bleiben die Blätter lange schmal, so steigt die Zahl der Lücken hoch: bei

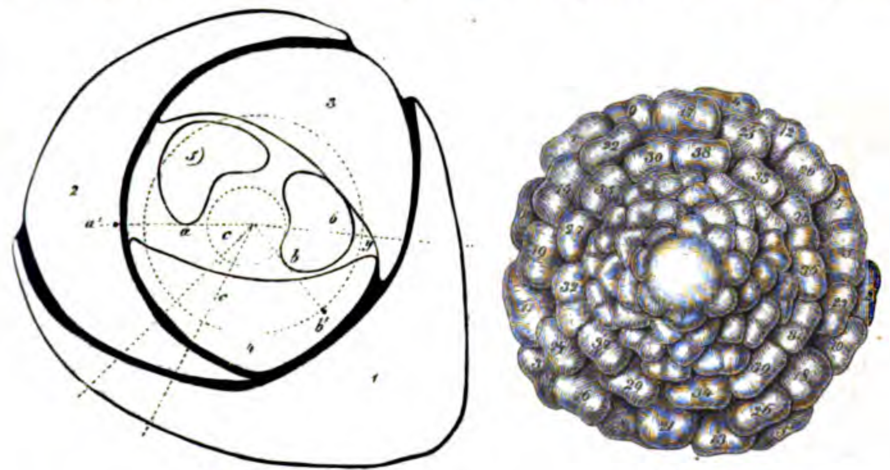


Fig. 128. Fig. 129.

Laubknospen von Semperviv. tectorum (Fig. 82, S. 458) bei Div. $^{8}/_{21}$ auf 5, an der Blüthenachse von Ranunculus acris z. B. (Div. $^{21}/_{55}$) auf 8 (Fig. 129), in der Jugend selbst auf 13 (Fig. 130); ganz ähnlich, wie sie bei Blattstellungen nach kleinerer Divergenz als $^{1}/_{3}$ hohe Ziffern erreicht, z. B. in der Blattknospe von Melaleuca ericaefolia (Div. $^{2}/_{7}$) auf 5 (Fig. 78, S. 457), an der Inflorescenzachse von Amorpha fruticosa (Div. $^{2}/_{21}$) auf 11 wächst. Wie schon aus diesen Beispielen hervorgeht, hat die Zahl der Lücken mit der Stellung des zunächst entstehenden Blatts nichts zu thun; es kommt in dieser Beziehung nur auf den Ort der breitesten Lücke an. Der Entstehungsort des neuen Blatts ist bei dreizeiligen Stellungsverhältnissen g e n a u die Mitte zwischen den von einander ferneren Rändern der beiden nächstälteren. Diese Angabe erscheint widersinnig, wenn man ein in gewohnter Weise construirtes Schema eines Blattstellungsverhältnisses betrachtet, dessen Divergenz grösser ist als $^{1}/_{3}$ und kleiner als $^{1}/_{2}$, und die Widersinnigkeit scheint um so mehr in die Augen zu springen, je mehr das Stellungsverhältniss an $^{1}/_{2}$ sich annähert. Im Grundwendel einer nach der Divergenz $^{2}/_{5}$ geordneten Stellung

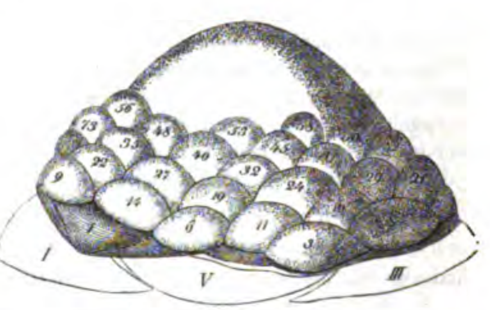


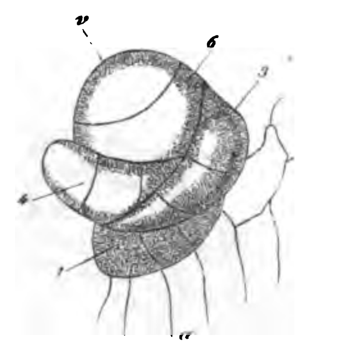
Fig. 130.

Fig. 128. Scheitel der Achse und umstehende Blätter einer quer durchschnittenen Laubknospe des Ribes petraeum Wulf.

Fig. 129. Scheitelansicht der Achse einer jungen Blumenknospe des Ranunculus acris, im Winter vor der Blüthezeit. Die Staubblätter und Karpelle sind nach der Divergenz $^{21}/_{55}$ geordnet; der oberste Kreis an Karpellen lässt zwischen sich 8 Lücken.

Fig. 130. Seitenansicht einer etwas jüngeren Blüthenknospe desselben Ranunkels. Es sind nur Staubblätter angelegt, zwischen denen des obersten Kreises sind 13 Lücken.

steht das dritte Glied offenbar um $^1/_5$ des Stängelumfangs näher am ersten als am zweiten. Jeder Blick auf die centrale Region der Scheitelansicht eines blätterentwickelnden Stängelendes bestätigt dagegen die Richtigkeit des oben Gesagten (vergl. z. B. die Figur von Polygala myrtifolia S. 457, oder die beistehende von Sphagnum cymbifolium). Die Ursache des scheinbaren



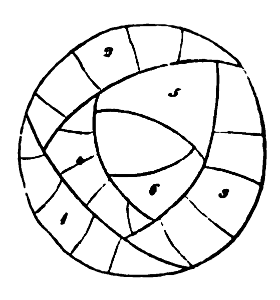


Fig. 131.

Widerspruchs zwischen Construction und Wirklichkeit ist leicht einzusehen: die Construction vernachlässigt in der Regel nicht allein die der Achse parallelen verticalen Distanzen der Blätter (welche bei ihrer Geringfügigkeit im Entstehungsmoment nur wenig, wiewohl immerhin etwas in Betracht kommen), sondern sie nimmt auch die von Blatt zu Blatt erfolgende Verringerung der radialen Distanz der neu auftretenden Blätter von dem Scheitel des Stängels meist viel zu gering an. In den zahlreichen Abbildungen von Knospendurchschnitten, welche diesem und den beiden vorausgehenden §§ beigegeben sind, ist diese Abnahme der radialen Entfernung der Blätter der Wirklichkeit entsprechend dargestellt, insbesondere können die Fig. 124—27, S. 492 zum Anhalt der Anschauung dienen. — Endlich berücksichtigt nicht eine auf einen unverrückbaren Mittelpunkt sich beziehende Construction die nach Anlegung eines jeden Blattes nothwendig eintretende Verschiebung des Scheitelpunktes (vergl. S. 490); und diese Verschiebung ist entscheidend betheiligt bei der Fixirung das Entstehungsortes neuer lateraler Sprossungen mitten über der Lücke zwischen den Seitengränzen der letztzuvor gebildeten.

Aenderungen der Divergenzwinkel dreizeiliger Stellungsverhältnisse. Tritt in dem Vegetationspunkte einer Achse, welche dreizeilig geordnete Blätter hervorbringt, eine Steigerung des Dickenwachsthums des Stängelendes ein, welche nicht von einer entsprechenden Steigerung des Breitenwachsthums der Basen der jüngsten Blätter begleitet ist, so wird dadurch der Divergenzwinkel, unter welchem bisher die Blätter aufeinander folgten, verkleinert, wenn er näher an $^1/_2$ oder $^2/_5$ lag. Er wird dagegen geöffnet, wenn er mehr $^1/_3$ oder $^3/_8$ sich näherte. So für Stellungsverhältnisse der Hauptreihe; für die Nebenreihen gilt es nicht minder, dass eine Zunahme des Dickenwachsthums des blätterbildenden Achsenendes, dem nicht eine verhältnissmässige Zunahme der Verbreiterung der jüngsten Blätter zur Seite geht, dazu führt, den bisherigen Divergenzwinkel an den Mittelwerth zwischen ihm und dem nächsten Gliede der

Fig. 131. Sehr junge Seitenknospe des Sphagnum cymbifolium, durch einen dünnen Längsdurchschnitt des Hauptstängels (von dessen Zellen bei *a* einige sichtbar sind) blos gelegt in der Seitenansicht. Man sieht die Internodien (von unten auf gezählt) 1, 3, 4 und 6, sowie die Scheitelzelle *v*. — Neben der Figur ist der halbschematische Grundriss der Zellen der Aussenfläche dieser jungen Seitenachse dargestellt. Jedes Internodium entsteht aus einer der von der Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen, die dann jede ein Blatt bildet. Die Divergenz der Blätter ist etwas kleiner als $^2/_5$.

gegebenen Reihe anzunähern. Es ist dabei gleichgültig, ob die Steigerung der Achsenverdickung auf die nackte Stängelspitze sich beschränkt, oder ob sie sich auf die Stängelzone mit erstreckt, welcher eine Anzahl der jüngsten Blätter inserirt sind. Dadurch, dass der Stängel in der Region der Insertion der beiden jüngsten Blätter rascher an Umfang zunimmt, als die Einfügungsstellen dieser beiden Blätter an Breite wachsen, wird zwischen ihre einander abgewendeten Ränder ein grösserer Bogen der Stängelperipherie eingeschaltet, als zuvor. Der Divergenzwinkel zwischen ihnen selbst wird durch diese Verschiebung verkleinert. Die Mitte des Bogens zwischen ihren einander abgewandten Rändern wird der Mediane des jüngsten Blattes relativ genähert, wenn der bisherige Divergenzwinkel beziehungsweise gross, sie wird von ihm entfernt, wenn dieser klein war. Nur die eine Voraussetzung ist nöthig, um die Annäherung der gegebenen Divergenz an einen minder extremen Werth herbeizuführen, dass bei Eintritt der Steigerung des Dickenwachsthumes die Verrückung des Scheitelpunktes der Achse in der Richtung von der Vorderfläche des jüngsten Blattes hinweg (S. 490) den temporären Apex der Stängelspitze nicht über ein bestimmtes Maass vom jüngsten Blatte entferne. Soweit die Beobachtung reicht, wird diese Voraussetzung in der Natur überall eingehalten, wie denn eine allseitige Steigerung des Dickenwachsthums der Achse einer extremen Verschiebung schon selbst entgegenwirkt.

Beigegebene Zeichnung stellt die Scheitelfläche einer Blattknospe des Ribes petraeum mit $^1/_5$ etwas weniger als $^2/_5$, vergl. S. 457) Stellung der Blätter dar. Es sei angenommen, dass die Achsenspitze innerhalb der durch den inneren punktirten Kreis umschriebenen Region ihr Dickenwachsthum der Art steigere, dass sie bis zur Anlegung des nächsten Blattes den Umfang des äusseren punktirten Kreises annehme, und dass die beiden Blätter 6 und 5 während dieser Verdickung ihre Einfügungsstellen nicht im Verhältnisse der Zunahme der Stängelperipherie verbreitern. Dann wird der Rand *a* des Blattes 5 etwa nach *a'*, der Rand *b* des Blattes 6 nach *b'* gerückt. Die durch die Mitte der Lücke zwischen *a'* und *b'* gelegte zur Achse radiale Ebene (die Linie *c'* ist die horizontale Projection derselben, fällt dann näher an die Medianebene des Blattes 6, als eine durch die Mitte der Lücke *a b* gelegte solche Ebene deren Projection die Linie *c* ist. Der Winkel *y c'*, die Divergenz des Blattes, welches nach der Steigerung der Verdickung aufzutreten hätte, ist kleiner, als der Winkel *y c*, als der Divergenzwinkel unter welchem das Blatt 7 auf 6 folgen wurde, dafern jene Steigerung unterblieben wäre. Das Blatt 7 folgt im ersteren Falle auf Blatt 6 unter einer Divergenz, welche der Partialwerth einer der späteren Glieder des Kettenbruchs

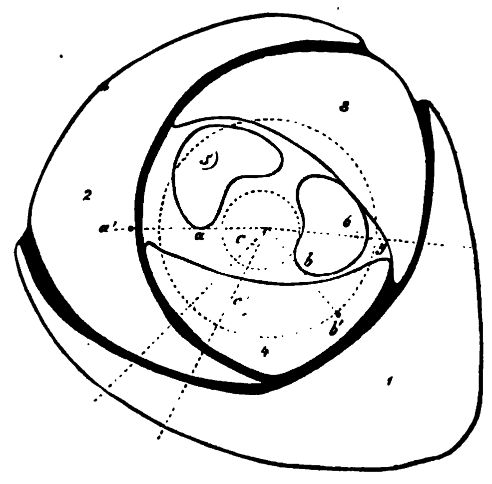


Fig. 132.

$$\frac{1}{2+\frac{1}{1+\frac{1}{1\ldots\ldots}}}$$

ist. — Wenn die Peripherie der Endigung der Achse, welche eine Zunahme des Dickenwachsthums erfährt, den Vorderflächen der beiden jüngsten Blätter unmittelbar angränzt, oder noch

steht das dritte Glied offenbar um $^1/_5$ des Stängelumfangs näher am ersten als am zweiten. Jeder Blick auf die centrale Region der Scheitelansicht eines blätterentwickelnden Stängelendes bestätigt dagegen die Richtigkeit des oben Gesagten (vergl. z. B. die Figur von Polygala myrtifolia S. 457, oder die beistehende von Sphagnum cymbifolium). Die Ursache des scheinbaren

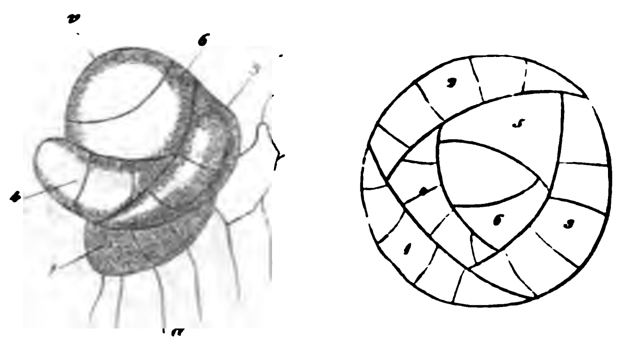


Fig. 131.

Widerspruchs zwischen Construction und Wirklichkeit ist leicht einzusehen: die Construction vernachlässigt in der Regel nicht allein die der Achse parallelen verticalen Distanzen der Blätter (welche bei ihrer Geringfügigkeit im Entstehungsmoment nur wenig, wiewohl immerhin etwas in Betracht kommen), sondern sie nimmt auch die von Blatt zu Blatt erfolgende Verringerung der radialen Distanz der neu auftretenden Blätter von dem Scheitel des Stängels meist viel zu gering an. In den zahlreichen Abbildungen von Knospendurchschnitten, welche diesem und den beiden vorausgehenden §§ beigegeben sind, ist diese Abnahme der radialen Entfernung der Blätter der Wirklichkeit entsprechend dargestellt, insbesondere können die Fig. 124—27, S. 492 zum Anhalt der Anschauung dienen. — Endlich berücksichtigt nicht eine auf einen unverrückbaren Mittelpunkt sich beziehende Construction die nach Anlegung eines jeden Blattes nothwendig eintretende Verschiebung des Scheitelpunktes (vergl. S. 490); und diese Verschiebung ist entscheidend betheiligt bei der Fixirung das Entstehungsortes neuer lateraler Sprossungen mitten über der Lücke zwischen den Seitengränzen der letztzuvor gebildeten.

Aenderungen der Divergenzwinkel dreizeiliger Stellungsverhältnisse. Tritt in dem Vegetationspunkte einer Achse, welche dreizeilig geordnete Blätter hervorbringt, eine Steigerung des Dickenwachsthums des Stängelendes ein, welche nicht von einer entsprechenden Steigerung des Breitenwachsthums der Basen der jüngsten Blätter begleitet ist, so wird dadurch der Divergenzwinkel, unter welchem bisher die Blätter aufeinander folgten, verkleinert, wenn er näher an $^1/_2$ oder $^2/_5$ lag. Er wird dagegen geöffnet, wenn er mehr $^1/_3$ oder $^3/_8$ sich näherte. So für Stellungsverhältnisse der Hauptreihe; für die Nebenreihen gilt es nicht minder, dass eine Zunahme des Dickenwachsthums des blätterbildenden Achsenendes, dem nicht eine verhältnissmässige Zunahme der Verbreiterung der jüngsten Blätter zur Seite geht, dazu führt, den bisherigen Divergenzwinkel an den Mittelwerth zwischen ihm und dem nächsten Gliede der

Fig. 131. Sehr junge Seitenknospe des Sphagnum cymbifolium, durch einen dünnen Längsdurchschnitt des Hauptstängels (von dessen Zellen bei *a* einige sichtbar sind) blos gelegt in der Seitenansicht. Man sieht die Internodien (von unten auf gezählt) 1, 3, 4 und 6, sowie die Scheitelzelle *v*. — Neben der Figur ist der halbschematische Grundriss der Zellen der Aussenfläche dieser jungen Seitenachse dargestellt. Jedes Internodium entsteht aus einer der von der Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen, die dann jede ein Blatt bildet. Die Divergenz der Blätter ist etwas kleiner als $^2/_5$.

ändert sich in $^{13}/_{34}$ oder $^{21}/_{55}$. Aehnlich verhalten sich Blüthenköpfe von Echinops, Calendula.

Nimmt dagegen das Längenwachsthum des Endes einer blätterbildenden Achse über das bisherige Verhältniss zu ihrem Dickenwachsthum zu: wird die nackte, blattlose Achsenspitze schlanker, so wird die Verschiebung des Scheitelpunkts derselben vom jüngsten Blatt hinweg relativ beträchtlicher. Drückt man sie in Maasstheilen des Halbmessers des blattlosen Stängelendes aus, so erhält man eine grössere Ziffer, als zuvor. Dabei wird, — dafern das bisherige Verhältniss des Breitenwachsthums der Insertionen der beiden jüngsten Blätter zu dem Dickenwachsthume der Stängelzone, der sie inserirt sind, das gleiche bleibt wie bisher (eine Voraussetzung, welche in allen beobachteten Fällen zutrifft[1]) — der Bogen des Stängelumfangs zwischen den einander abgewendeten Rändern derselben verkleinert. Die bisher vorhanden gewesenen Divergenzwinkel werden somit zu Extremen geändert: eine Divergenz von $^{5}/_{13}$ z. B. kann noch grösser, eine von $^{1}/_{3}$ noch kleiner werden. Mittelwerthe werden ausgetilgt. Dies erklärt es, dass eine und dieselbe Achse, solange ihr nacktes Ende schlank bleibt, ihre Blätter nach den Divergenzen $^{1}/_{3}$, oder $^{2}/_{5}$, oder $^{3}/_{8}$ stellt, während mit Eintritt stärkerer Verdickung des Achsenendes die Divergenzen $^{5}/_{13}$, $^{8}/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$ u. s. f. werden; und dass umgekehrt eine Achse mit platter Endigung und einer Divergenz der Blätter, welche ein spätes Glied einer Reihe ist, ihre Blätter nach Divergenzen wie $^{3}/_{8}$, $^{2}/_{5}$, $^{1}/_{3}$ ordnet, wenn sie, rasch aufschiessend, das Ende des Stängels und den von da an gebildeten Theil der Achse schlank und dünn gestaltet[2]).

Gute Beispiele derartiger Vorgänge liefern die Crassulaceen, deren dicke Achsen, ihre Internodien nicht streckend, Blattrosetten tragen, so lange sie rein vegetativ sind, aber schlank emporschiessen, wenn die Blüthenbildung beginnt; wie Sempervivum, Echeveria, Umbilicus. Sempervivum tectorum z. B. hat an schwachen seitlichen Trieben eine Blattdivergenz von $^{3}/_{8}$; an Blattrosetten mittlerer Stärke ist sie $^{8}/_{21}$, an sehr kräftigen selbst $^{21}/_{55}$ (vergl. Fig. 82, S. 458). Wenn das Achsenende sich schlank erhebt, wird die Blattdivergenz $^{3}/_{8}$ (oder an besonders dicken Inflorescenzen $^{5}/_{13}$).

Die ersten Blätter von Keimpflanzen des Aspidium filix mas stehen nach $^{1}/_{3}$. Wird das Achsenende dicker, so ändert sich die Divergenz auf $^{3}/_{8}$, bei noch weiterer Verdickung $^{5}/_{13}$ bis $^{13}/_{34}$[3]. Aehnlich bei andern Farrnkräutern.

Herbeiführung von Divergenzen, die kleiner sind als $^{1}/_{3}$. Wird die Entwickelung neuer Blätter beschleunigt; verkürzt sich die Frist, nach deren Ablauf ein neues Blatt über die Stängelaussenfläche hervortritt, während das Breitenwachsthum der Basen der jungen Blätter seine Intensität nicht verändert, so hat dies zur Folge, dass eine grössere Zahl junger Blätter das nackte Achsenende umsteht als zuvor: statt 3 z. B. 4; es wird ein neues Blatt gebildet, bevor die beiden nächstniedrigen ihre Basen auf ein Dritttheil des Stängelumfangs ver-

---

1) Man erkennt ihr Zutreffen leicht aus der Unvermitteltheit, Plötzlichkeit des Eintritts extremer Divergenzen der Blätter an den schlank aufschiessenden Endtheilen von Achsen mit bis dahin unentwickelten Stängelgliedern, z. B. bei blühenden Semperviven und Echeverien.

2) Diese Verhältnisse wurden bereits von den Brüdern Bravais ins Auge gefasst, und als Argument für ihre Ansicht von dem Vorhandensein nur eines und desselben Divergenzwinkels für alle krummreihigen Stellungsverhältnisse verwendet: Ann. sc. nat. 2e Sér., Bot., 7, 71.

3) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 634.

breitert haben. Damit ist ein Stellungsverhältniss begonnen, dessen Divergenzwinkel kleiner ist als $^1/_3$. Bei einer Anzahl von Gewächsen vollzieht sich eine noch stärkere Beschleunigung der Bildung neuer Blätter oder Seitenzweige; es treten in rascher Folge, nahezu gleichzeitig, eine Vielzahl neuer seitlicher Wachsthumsrichtungen im Achsenende auf. So bilden sich Stellungsverhältnisse die nach kleineren Divergenzen, als $^1/_4$ des Stängelumfangs geordnet sind.

Dieses Verhältniss lässt sich am Anschaulichsten an den sehr kleine Divergenzen zeigenden Infloreseenzen mit zweizeiligen Laubblättern versehener Trifolien, Galegen und Lupinen darlegen. Die erste Blume der Inflorescenz (beziehentlich deren Stützblatt; welches freilich wenn überhaupt, später sichtbar wird als die Blüthenachse; vergl. S. 430) erhebt sich nahezu senkrecht über der Mediane des letzten Laubblatts der einen Längsreihe von Blättern über die Aussenfläche der Inflorescenzachse; die zweite in der Regel diesem Punkte ungefähr gegenüber. Beinahe gleichzeitig und beinahe gleichhoch an der Achse werden noch weitere Blüthen angelegt. Ist die Gleichzeitigkeit in der Bildung des ersten Kreises von Blüthen vollständig, so stellen sie einen ächten Wirtel dar: bei Lupinus elegans sehr häufig einen 5- oder 6gliedrigen, auf welchen dann, bei fernerer Ausbildung der Inflorescenz, weitere Wirtel gleicher Gliederzahl in alternirender Stellung folgen. Gemeinhin aber entsteht die zweite Blüthe etwas später und höher als die erste; das hat Unregelmässigkeiten der Stellung der dazwischen sich eindrängenden übrigen Blüthen des untersten Kreises zur Folge, zickzackige, oder in zwei halbe Umgänge gleich- oder widersinniger Schraubenlinien gestellte Anordnung der Blüthen — Stellungen die alle darin übereinstimmen, dass einzelne Blüthen des untersten Kreises nur wenig höher an der Achse stehen, als die anderen. Auf den ersten Kreis folgt im gedrängtestem Anschlusse ein zweiter, dessen Glieder sich in die Interstitien des ersten drängen, und so fort. Die neu sich bildenden Auszweigungen oder Blätter können einander seitlich nicht ausweichen; jedes Einzelne muss — zickzackige Anordnung des unteren Gürtels gegeben — etwas höher als der Nachbar zur einen Seite, etwas niedriger als der zur anderen sich stellen, wobei das am höchsten an der Achse stehende Glied des untersten Gürtels maassgebend für die Stellung des zweiten Gürtels sein wird; jenes oberste Glied des untersten Gürtels wird in den zweiten aufgenommen [1]. So wird schon im zweiten, spätestens im dritten Gürtel eine regelmässig schraubenlinige Folge der seitlichen Sprossungen hergestellt (Fig. 134), welche fortan stetig aufwärts steigend sich fortsetzt, mit einer Divergenz, welche zum Zähler 2, zum Nenner die Summe der Glieder der beiden untersten Gürtel hat. Letztere ist immer eine ungerade Zahl, 11, 13, 17, 19, 21 z. B. Die Stellung besteht aus schief gestellten, gegen die Achse geneigten, alternirenden, in der Gliederzahl gleichen Umgängen (Fig. 136, S. 500): sie bietet den nächsten Uebergang von der schraubenlinigen zur einfachen Wirtelstellung, wie denn auch ähnlich beschaffene schraubenlinige Stellungen gelegentlich, als Abnormitäten, bei den in der Regel wirtelblätterigen Equiseten [2] und Casuarinen [3] vorkommen.

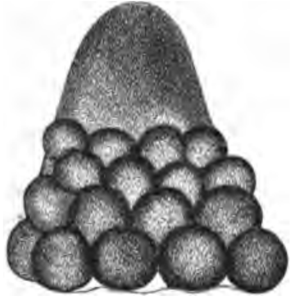

Fig. 134.

Fig. 234. Seitenansicht der jungen Anlage einer Inflorescenz des Trifolium medium.

---

1) Man kann sich den Hergang leicht versinnlichen, indem man einen Cylinder von etwa 4 CM. Durchmesser mit einem Zickzackgürtel kleiner Oblaten beklebt, so dass die höchste um nicht mehr als etwa ihren Durchmesser über der niedrigsten erhaben ist; und dann über diesen Gürtel einen ansteigenden zweiten, jede Oblate über die Lücke zwischen zweien des untersten Gürtels setzt, wobei die am höchsten stehende Oblate des unteren Gürtels zum Anfang des zweiten genommen wird. — 2) Milde, in N. A. A. C. L. 25, 2, Taf. 56.

3) A. Braun, in denselben Gesellschaftsschriften, 15, 1, Taf. 34.

Die Verkürzung der Zeitintervalle zwischen der Bildung zweier einander folgender Blätter zeigt sich auch bei Stellungsverhältnissen, deren Divergenzen minder weit hinter einem Drittel des Stängelumfangs zurück bleiben, als die oben betrachteten. — Costus speciosus ordnet die Blätter, welche nach dem Austreiben der Knollen zunächst sich entfalten, nach ziemlich grossen, nicht eben constanten Divergenzen von beiläufig $^1/_3$. Nach Ausbildung eines bis zweier Abschnitte dieses Stellungsverhältnisses wird die Aufeinanderfolge der nun sich bildenden Blätter stark beschleunigt. Es treten in rascher Succession drei Blätter über die Fläche der Endknospe, welche mit dem letzten Blatte des dreigliedrigen Umganges in die Peripherie der Endknospe sich theilen, einen gegen die Achse geneigten viergliedrigen Wirtel darstellend. Nach der Anlegung desselben tritt über der Lücke zwischen seinem ersten und vierten Blatte — der weitesten der vorhandenen vier Lücken — ein fünftes Blatt hervor. Fortan ist das Achsenende fürs Erste von fünf jüngsten Blättern umstanden, deren jüngstes mit der einen Seitenhälfte vor den Seitenrand des ältesten greift (Fig 135); die Divergenz sinkt von $^1/_3$ zunächst auf $^1/_5$ (weiterhin bis auf $^1/_9$). — Bei Melaleuca ericaefolia umstehen an Zweigen mit $^2/_7$ Stellung der Blätter jeweilig 4 jüngste Blätter das Achsenende. Zwischen dem ältesten und zweitältesten derselben ist die weiteste Lücke; über dieser entsteht das nächste Blatt. Gleich derjenigen von Costus speciosus hat diese Stellung in der Anlage grosse Aehnlichkeit mit einer aus alternirenden Wirteln gebildeten; der auffallende Unterschied der endlichen Ausbildung beruht nur darauf, dass zwischen je zwei Blättern eine gewaltige letzte Streckung der Internodien erfolgt (vergl. Fig. 78, S. 457).



Fig. 135.

Succession von einzeln stehenden seitlichen Bildungen und von Wirteln auf Wirtel. Folgt auf einen Blattwirtel die Anlegung eines einzeln stehenden Blattes, so tritt dieses über der weitesten der Lücken zwischen den Rändern der Blätter des Wirtels hervor. Dieser Vorgang hat die weiteste Verbreitung an den embryonalen Achsen der dikotyledonen Gewächse. Die Breitenentwickelung der Einfügungsstellen der beiden ersten Blätter der neuen Pflanze (der Kotyledonen) von Dikotyledonen und Selaginellen ist in allen darauf untersuchten Fällen keine völlig gleichmässige. Die nach der einen Seite hin gewendeten Ränder der Kotyledonen lassen zwischen sich eine breitere Lücke, als das andere Paar von Seitenrändern. Ueber der breiteren Lücke, von den Medianen beider Kotyledonen in der Regel um $^1/_4$ des Achsenumfangs entfernt, steht das dritte Blatt der Keimpflanze, möge das weiterhin eintretende Stellungsverhältniss ihrer Blätter sein, welches es wolle. So ist es, um nur einige Beispiele anzuführen, bei Cucurbita, Cucumis und anderen Cucurbitaceen, bei Pisum sativum, Cytisus Laburnum, Quercus; auch bei Pflanzen mit zweizeiliger und mit zweigliedrig decussirter Blattstellung, wie Fagus, Carpinus, Aesculus, Acer, Selaginella. In vielen Fällen ist die ungleiche Verbreiterung des Grundes beider Kotyledonen noch am gekeimten Pflänzchen deutlich zu erkennen, auch abgesehen von der, durch das Breitenwachsthum des dritten Blattes gewaltsam bewirkten ein-

Fig. 135. Scheitelansicht eines durch einen transversalen Schnitt abgetrennten Endes eines beblätterten Sprosses des Costus speciosus mit $^1/_5$ Div. der Blätter.

seitigen Auseinandertreibung der Ränder der Kotyledonen: so z. B. bei Malope, Cucurbitaceen.

Folgt die Bildung eines zwei- oder dreigliedrigen Blattwirtels auf die eines Wirtels gleicher Gliederzahl, so wird die Stellung des ersten Blattes des oberen Wirtels gleichfalls durch das Maass der Verbreiterung der Blätterbasen des unteren Wirtels bestimmt: jenes erste Blatt entsteht über der weitesten Lücke zwischen den Rändern der Einfügungsstellen der Blätter des unteren Wirtels. Bei der Mehrzahl der Pflanzen mit decussirt zwei- oder dreigliedriger Blattstellung verbreitert sich jedes Blatt stärker an der einen, an sämmtlichen Blättern eines Sprosses die nämliche Richtung zur Stängelachse (rechts oder links) einhaltenden Rande seiner Basis. Die Verbreiterung des im Wachsthum geförderten Randes eilt in der frühen Jugend des Blattes derjenigen des anderen Randes erheblich voraus. Später wird sie von diesem beinahe wieder eingeholt. So bei Caryophylleen, Rubiaceen, Apocyneen, Asclepiadeen, Labiaten (Fig. 98, S. 471)[1]. Wenn hier die Anlegung des ersten Blattes eines neuen Wirtels beginnt, hat das 1te Blatt des nächstunteren Wirtels seine Basis beiderseits beträchtlich verbreitert; die Verbreiterung der einen Seitenhälfte *a* ist von der der anderen *b* bereits ziemlich eingeholt. Das zweite Blatt desselben Wirtels, einseitig erheblich überwiegend verbreitert, lässt zwischen seiner breiteren Seitenhälfte *a* und der gegenüberstehenden Hälfte *b* des 1ten Blattes einen minder breiten Raum, als zwischen der geförderten Hälfte *a* der Basis des 1ten und der nicht geförderten *b* des 2ten Blattes. Ueber der Lücke zwischen diesen letzteren beiden tritt das 1te Blatt des neuen Wirtels hervor. Indem dieses Verhältniss von Wirtel zu Wirtel sich wiederholt, kommt das 1te Blatt des 3ten Wirtels über das 2te des 1ten zu stehen; erst der 5te Wirtel stellt sein 1tes Blatt über das 1te des 1ten Wirtels. Analog verhalten sich alternirende 3gliedrige Wirtel solcher Gewächse (wie Nerium sie normaler Weise, Coffea als Abnormität ausbildet). Hier ist die Lücke zwischen Rand *b* des 1ten Blatts und Rand *a* des 3ten Blatts jedes Wirtels zur Zeit des Auftretens des 1ten Blatts des nächsthöheren Wirtels grösser, als die beiden anderen Lücken; die nachträglich etwas gesteigerte Verbreiterung des Randes *b* des 2ten Blatts hat die Lücke zwischen ihm und Blatt 1 zur engsten gemacht; die Lücke zwischen Blatt 2 und 3 ist in Folge der bereits starken Verbreiterung der Hälfte *a* des 2ten Blatts etwas enger geworden, als die zwischen dem Rand *a* des Blatts 3 und *b* des Blatts 1; über letzteren tritt das 1te Blatt des nächsthöheren Wirtels hervor. Verbindet man die Insertionen der ersten Blätter einer Reihe von zwei- oder dreigliedrigen derartigen Wirteln, so stellt die Verbindungslinie eine fortlaufende Schraubenlinie dar, welche von Wirtel zu Wirtel ein Viertheil des Stängelumfanges umkreiset. — Sehr haufig sind die lateralen Sprossen, welche dicht über der Mittellinie des ersten Blattes jedes Wirtels angelegt wurden in der Entwickelung begünstigt

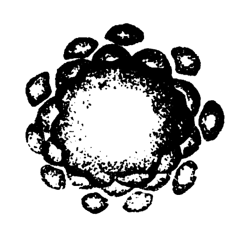

Fig. 136.

Fig. 136. Scheitel der Achse einer Inflorescenzanlage von Amorpha fruticosa, Anfang April. Divergenz der Blüthen $^2/_{21}$.

1) Vergleiche auch die Darlegung und die Abbildungen N. J. C. Müller's, in Pringsheim's Jahrbüchern, 5, Taf. 31, 32, 36.

nicht selten sind sie allein entwickelt, der Axillarspross des gegenüberstehenden Blatts ist verkümmert. In der Aufeinanderfolge dieser stärker oder allein entwickelten Seitenachsen drückt sich dann ebenfalls die fortlaufende Schraubenlinie aus; sehr deutlich bei vielen Stellaten und Alsineen [1]).

In der zweiten Reihe von Pflanzen mit zwei- oder dreigliedrig decussirter Blattstellung, bei Fraxinus, Syringa, Juniperus, Cupressus, Thuja, Biota z. B., liegt die stärkere Verbreiterung der Einfügungsstellen der zwei Blätter jedes Wirtels, auf die Achse des Stängels bezogen in entgegengesetzter, auf einen ausserhalb der Pflanze liegenden Punkt bezogen in gleicher Richtung. Beide Blätter verbreitern z. B., an gegen den Horizont geneigten Achsen, die nach Oben gewendeten Hälften ihres Grundes in höherem Maasse [2]). Die Lücke zwischen den nach unten gewendeten Rändern bleibt die weitere. Ueber ihr erscheint das erste Blatt des nächsten Wirtels. Somit steht das 1te Blatt schon des 3ten Wirtels über dem 1ten Blatte des 1ten Wirtels. Die Verbindungslinien der ersten Blätter einer Reihe solcher Wirtel sind Zickzacklinien, welche von Wirtel zu Wirtel in der Richtung umspringen, und an demselben Quadranten des Stängels von dessen

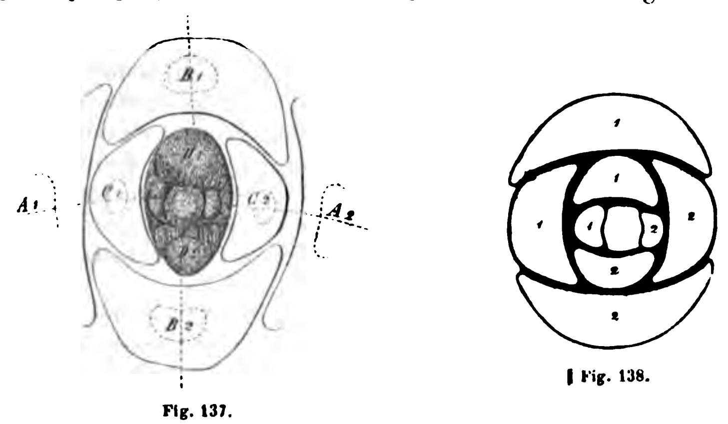


Fig. 137. Fig. 138.

Basis zur Spitze emporsteigen (Fig. 137, 138). Entwickeln derartige Gewächse dreigliedrige Wirtel, wie die meisten Arten von Juniperus, Cupressus, — ein Fall, der bei Fraxinus excelsior als nicht seltene Ausnahme vorkommt — so sind ebenfalls die stärker verbreiterten Basen aller Blätter nach einer Richtung (nach Oben) gewendet. Zur Zeit des Auftretens des 1ten Blatts eines neuen Wirtels ist diejenige Lücke zwischen zwei Blättern des nächstunteren die weiteste der 3 vorhandenen, welche zwischen einander zugekehrten minder verbreiterten Rändern liegt. Ueber ihr entsteht das 1te Blatt des neuen Wirtels; das 2te desselben über der nächstbreiten Lücke, so dass die Richtung der Aufeinanderfolge der drei Glieder jedes Wirtels von einem Wirtel zum nächsten Wirtel umsetzen kann, aber nicht nothwendig umsetzen

Fig. 137. Querdurchschnitt einer Blattknospe von Fraxinus excelsior.
Fig. 138. Ebensolches Präparat von Cupressus fastigiata.

1) C. Schimper, über Symphytum, p. 86
2) Die Medianebene keiner Blattreihe solcher Sprossen fällt dauernd mit einer durch die Längsachse des Sprosses gelegten Verticalebene zusammen; vgl. § 23.

muss (Fig. 139). Sie kann in successiven Wirteln durchgehends gleichsinnig sein; und im 2ten und 3ten auf einen gegebenen 1ten folgenden Wirtel muss sie gleichsinnig sein, wenn sie im 2ten dem 1ten widersinnig war (vergl. § 23) [1]. Die axillar zu den Blättern der oberen Längshälfte des Stängels stehenden Knospen sind hier die in der Entwickelung geförderten; eine Erscheinung, die bei Juniperus sehr auffällig hervortritt.

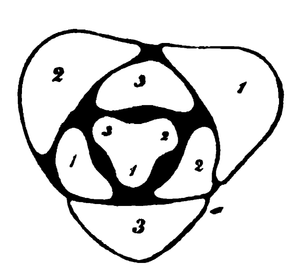


Fig. 139.

Entstehen nach und über weniggliedrigen einfachen oder zusammengesetzten Wirteln neue, zusammengesetzte Wirtel von grösserer Gliederzahl, so erscheinen die zuerst auftretenden Glieder der letzteren in den weitesten Lücken zwischen den Gliedern der ersteren. Der Entwickelungsgang der Staubblätter der Papaveraceen (S. 473) bietet die schlagendsten Beispiele hierfür. Insbesondere instructiv sind die Formen, deren Staubblätter in verschiedenen Knospen eine verschiedenartige Entstehungsfolge zeigen, wie Eschscholtzia californica und Glaucium luteum. Sind bei dem Auftreten der ersten Staubblätter die 4 Kronenblätter sehr gleichmässig entwickelt, so zeigen sich die ersten Staubblätter in den 4 Lücken zwischen denselben; bei langsamer Entwickelung einzeln, bei rapider paarweis. Ist dagegen das äussere Kronenblattpaar in der Entwickelung dem Inneren erheblich voraus, so kommen die ersten Staubblätter in der Mitte der beiden Lücken zwischen den Seitenrändern dieses inneren Paares, vor der Mediane der äusseren Kronenblätter zum Vorschein; bei Eschscholtzia einzeln, bei Glaucium (in den bis jetzt beobachteten Fällen) paarweise.

Achsen, welche in blattlosem Zustande eine Förderung des peripherischen Wachsthums nach bestimmten Richtungen zeigen, behalten diese Förderung auch in den älteren beblätterten Theilen noch eine Zeitlang bei. Die blattlosen Achsenenden der Equiseten fördern das peripherische Wachsthum in 3, von einander um 120° divergirenden Richtungen. Auf diesen Richtungen stehen die Scheidewände senkrecht, welche von der Scheitelzelle Gliederzellen abscheiden. Der Querschnitt der Region dicht unter dem Stängelscheitel ist zwar nur sehr stumpf dreieckig, aber doch nicht genau kreisrund; die Theilungswände der Scheitelzelle stehen zu den Seiten des Dreiecks in rechten Winkeln. Zeitweilig ist in je einer der drei geförderten Richtungen das Wachsthum am intensivsten. Sie lösen sich in der Intensität periodisch und in schraubenliniger Succession ab; der Ablauf jeder Periode wird durch die Bildung einer Scheidewand in der Scheitelzelle bezeichnet. Kräftige Sprossen der Arten mit zahlreichen Gliedern der Blattwirtel legen die Wirtel relativ armgliedrig an, meist 7 gliedrig. Es erheben sich aus dem gleichhohen Rande der ringwallförmigen Anlage des Blattwirtels 7 gleichweit von einander entfernte Zähne. Die nach drei Richtungen von vorn herein gesteigerte Intensität des Dickenwachsthums setzt sich in die Region der Knospe nach ab-

Fig. 139. Querdurchschnitt einer Blattknospe von Juniperus Sabina, von einem Sprosse mit dreigliedrig decussirter Blattstellung.

[1] Vergl. auch N. J. C. Müller's Figur, Pringsh. Jahrb. 5, Taf. 28, Fig. 15.

wärts fort, welche bereits Anlagen von Blattwirteln trägt. In der einen Richtung, nach welcher sie in einer gegebenen Stängelzone prädominirt, wird sie zwei der vorhandenen Blätter des Quirls besonders weit auseinander rücken. Bis tief herab (bei starken Sprossen des Equis. limosum bis zum 10ten oder 12ten Wirtel von der Spitze rückwärts) ist in den Anlagen der scheidigen Blattquirle das Streben vorhanden, neue Zähne hervorzubringen. Sie sprossen aus den besonders stark erweiterten Lücken zwischen den vorhandenen Blättern hervor; der Art, dass die Zahl der Blätter der Quirle sehr allmälig sich mehrt (in der Knospe, deren Querschnitt beistehende Figur darstellt, ist die Zahl der Blätter der von oben nach unten einander folgenden Wirtel 0, 7, 8, 8, 9, 10). Der Richtungen, nach denen hin neue Blätter zwischen vorhandene eingeschaltet werden, sind drei differente. Sie divergiren von einander mehr oder minder genau um 120°, meist um einen grösseren Winkel (vergl. S. 496). — In wesentlich ähnlicher Weise erfolgt eine Zunahme der Gliederzahl der Blattwirtel bei Hippuris vulgaris und bei den Casuarinen mit vielgliedrigen Blattwirteln. Die Lücken auf einander folgender Wirtel, in welche ein neues Blatt eingeschaltet wird, divergiren hier sehr genau um 120°.

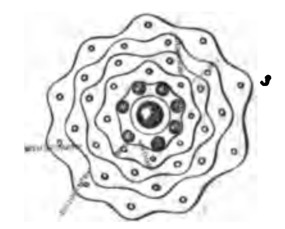


Fig. 140.

Einreihung an intercalaren Vegetationspunkten unterhalb vorhandener Blätter gebildeter neuer Blätter in die vorhandene Stellung. Tritt eine, vom Stängelscheitel und von der Insertion der obersten Blätter rückwärts gelegene Zone einer blättertragendenen Achse in den Zustand eines tertiären, blätterbildenden Vegetationspunkts, so richtet sich die Stellung der ersten Blätter, welche dieses eingeschaltete gürtelförmige Bildungsgewebe entwickelt, nach der Anordnung der in Richtung parallel der Achse ihnen nächsten älteren Blätter; sie treten über oder unter den Interstitien derselben hervor. Es gränzen dem oberen wie dem unteren Rande der neue Blätter bildenden Zone Kreise älterer Blätter an. Entwickeln sich die ersten neuen Blätter nahe an dem unteren Rande der Zone, so stehen sie über den Interstitien der Blätter des unter derselben befindlichen Kreises. So der erste Umgang von Blättern der Cupula von Quercus (S. 465), so der fünfgliedrige Wirtel der Petala von Tilia, Androsaemum officinale, Hypericum calycinum, welche nach (nicht vor) der Anlegung der fünf mit den Kelchblättern alternirenden Staubblätter an einem intercalar in die Länge wachsenden Gürtel der Blüthenachse dicht über der Insertion der Kelchblätter und über den Lücken zwischen denselben angelegt werden [1]. Aehnlich verhält

Fig. 140. Querschnitt der centralen Region einer überwinternden vegetativen Knospe des Equisetum limosum. Der Achsenscheitel und die zwei jüngsten Blattwirtel sind vom Schnitte nicht verletzt, die weiter nach aussen liegenden Wirtel dicht unter den Spitzen ihrer Blätter durchschnitten. Die Richtungen, nach welchen hin neue Scheidenzähne zwischen ältere eingeschaltet werden, sind durch Paare von Schattenstreifen bezeichnet. Die zweite divergirt von der ersten um 150°, die dritte von der zweiten um 158°. Häufig ist die Divergenz geringer.

1) Ich finde die entgegenstehende Angabe Payer's, welcher die Stamina composita dieser Pflanzen nach und über den Petalis entstehen lässt, in der Natur nicht begründet. Die von Payer als Petala gedeuteten umfangreichen Höcker dicht unter dem Blüthenachsenscheitel von Hypericineen (Organogénie, Taf. 1, Fig. 2, 19) sind offenbar die Anlagen der Stamina. Bei

es sich mit der Anlegung der inneren (morphologisch oberen) Staubblattwirtel derjenigen Rosaceen, welche — wie Rosa, Rubus u. A. — nach Anlegung des ersten Kreises von Fruchtblättern noch Staubblattkreise auf der untersten Zone der Innenböschung des hohlen Theils der Blüthenachse bilden. Die Staubblätter jedes neuen Kreises entstehen dicht an denen des vorhergehenden Kreises, und vor den Lücken derselben. Sind einzelne Lücken besonders eng, so unterbleibt vor diesen die Bildung neuer Blätter; sind sie sehr weit, so kommen zwei neue Blätter in die Lücke zu stehen, indem je eines vor dem Interstitium zwischen dem einseitig die weite Lücke begränzenden Staubblatte, und dem Blatte des nächst äusseren Kreises sich stellt, so dass ungleichzählige Wirtel mit einander abwechseln (S. 476). — Den umgekehrten Fall bieten in grossem Maassstabe Cistus, Capparis und Camellia dar. Während und nach Anlegung des obersten, mit den Kronenblättern alternirenden und diesen gleichzähligen Wirtels von Staubblättern wird der Gürtel der Achse zwischen Kronen- und ersten Staubblättern durch intercalares Wachsthum zu einer wulstigen Anschwellung. An dieser tritt, dicht unter dem obersten Staubblattkreise und in Alternation mit ihm, ein zweiter Staubblattkreis hervor; — beide zusammen bilden einen zusammengesetzten Wirtel von doppelter Gliederzahl. Nach diesem entstehen, in absteigender Folge, alternirende gleichgliedrige Wirtel bis zur Erreichung der Vollzahl der Staubblätter (S. 467). In kleinerem Maassstabe kommt Aehnliches bei den Oxalideen und Geraniaceen vor. Der erste Staubblattwirtel wird mit dem Kronenblattwirtel alternirend angelegt. Dann wird der Achsengürtel zwischen beiden durch intercalares Wachsthum erhöht, und es sprossen aus ihm neue Blattgebilde hervor; bei Oxalis, Geranium, Pelargonium und Erodium dicht unter den Staubblättern ein ihnen an Gliederzahl gleicher und mit ihnen alternirender Wirtel, dessen Blätter den Kronenblättern opponirt sind, und bei Erodium sich kronenblattartig, bei den übrigen Formen zu einem äusseren Kreise kleinerer Staubblätter entwickeln. Bei Monsonia ovata entwickelt der eingeschaltete gürtelförmige Vegetationspunkt in seiner Mittelgegend Blätter, und zwar in jedem Interstitium zwischen einem Staub- und einem Kronenblatte eines, so dass unter dem ersten fünfgliedrigen Staubblattkreis ein äusserer zehngliedriger entsteht: ein Uebergang zur Bildung zusammengesetzter Staubblätter [1]). Ebenso wird bei den Myrtaceen der mit den Blättern des Kelchs alternirende Wirtel der Kronenblätter erst nach Anlegung der, gleichfalls mit den Kelchblättern alternirenden zusammengesetzten Staubblätter angelegt, und zwar dicht an den Kelchblättern [2]). Erst lange nach Hervortreten der Staubblätter bilden sich die Lodiculae der Gräser. Die anscheinende Gleichzeitigkeit der Anlegung der beiden, einander superponirten gleichzähligen Wirtel der Staub- und Kronenblätter (bei den apetalen Formen der Staub- und Kelchblätter der Primulaceen und Plumbagineen ist sehr wahrscheinlich gleichfalls eine nachträgliche Einschaltung der Kronenblätter zwischen den lange zuvor gebildeten Wirtel der Kelchblätter, und den ganz vor Kurzem angelegten Wirtel der Stamina.

Weitere Ausnahmen von dem (aus der Regel, dass ein neues Blatt über oder unter der Lücke zwischen den beiden benachbarten nächstälteren Blättern sich bildet, folgenden) Satze

---

Tilia vulgaris und T. argentea finde ich die 5 grossen stumpfen staminalen Höcker bereits angelegt, bevor unter ihnen die kleinen spitzlichen Protuberanzen sichtbar werden, welche die ersten Anlagen der Petala sind.

1) Payer, Organogénie, Taf. 11—13. — 2) Ebend. p. 160, Taf. 98.

dass einander nächstbenachbarte gleichzählige Wirtel alterniren, sind selten und zweifelhafter Natur; die meisten derselben bedürfen noch näherer Untersuchung. Bei den Ericaceen, den meisten Crassulaceen, wie Sedum und Sempervivum, ist der Fruchtblattwirtel dem inneren Staubblattwirtel opponirt. Mir scheint, dass letzterer erst nach Anlegung der Karpelle zwischen diese und den äusseren Staubblattkreis eingeschaltet wird [1]). Doch sind meine Beobachtungen bisher unvollständig geblieben. Bei den Lasiopetaleen und Hermannieen sind die Staubblätter den Kronenblättern opponirt [2]). Ich vermuthe, dass hier ein ähnliches Verhältniss obwaltet, wie bei den Tiliaceen und Hypericineen. — Die Malvaceen, welche nach Payer's Darstellung [3]) einander opponirte fünfgliedrige Wirtel von Kronen- und zusammengesetzten Staubblättern haben sollen (wozu bei Kitaibelia und Malope noch ein diesen opponirter dritter Wirtel von fünf zusammengesetzten, fingerförmig getheilten Fruchtblättern kommen würde) gehören nicht auch nur zu den scheinbaren Ausnahmsfällen. Die zusammengesetzten Stamina alterniren mit den Kronenblättern. Payer nimmt irrthümlich die verwachsenen Seitenränder je zweier Staubblätter für die Mediane eines Staubblatts, wie dies im 3ten Bande dieses Buches an jungen Staubblattröhren von Kitaibelia und Althaea gezeigt werden wird.

Sind seitliche Achsen von einem Blatte der Hauptachse gestützt, und entstehen die ersten Blätter (oder das erste Blatt) der Seitenachse frühzeitig nach deren Anlegung, nahe über deren Ursprungsstelle, so wird die Stellung dieser ersten Blätter durch das Maass der Verbreiterung des Stützblattes bestimmt. — Das erste Blatt seitlicher Achsen monokotyledoner Pflanzen entsteht gemeinhin sehr zeitig, noch bevor die laterale Achse eine irgend erhebliche Längsentwickelung erlangt hat. Der Ort seines Hervortretens ist beeinflusst von dem Breitenwachsthum der Basis des Blattes, aus dessen Achsel der Seitenzweig sich erhebt. Verbreiterte sich die Basis des Stützblattes gleichmässig bis zu dem Zeitpunkte der Bildung des ersten Blattes des Seitenzweigs, so entspringt dieses erste Blatt der Mediane des Stützblatts gegenüber, an der Kante, welche der Hauptachse zugekehrt ist. So verhält es sich bei den meisten Monokotyledonen, bei solchen mit zweizeiliger Blattstellung sowohl, als bei solchen mit schrägzeiliger, und an vegetativen Zweigen ebenso wie an Blüthenachsen. Beispiele: Gramineen, Iris, Gladiolus, Tradescantia [4]); vegetative Seitenachsen von Chlorophytum Gayanum, Dracaena marginata, Pandanus graminifolius. Anders aber, wenn das Breitenwachsthum des Grundes des Stützblatts einseitig gefördert ist. Dann kommt das erste Blatt der Seitenachse seitwärts, dem Rande der schmäleren Seitenhälfte des Stützblatts genähert zu stehen. Und zwar weit seitlich, auch wenn die Ungleichheit der Verbreiterung der Stützblattspreite nur mässig ist. Es wird das erste Blatt der Seitenachse nicht blos in die Mitte der Lücke zwischen den Rändern des Stützblattes, sondern in die Mitte der Lücke zwischen der Hauptachse, und dem minder verbreiterten Seitenrande des Stützblattes gerückt. — Das Stützblatt jeder Blüthe von Lilium verbreitert seine Basis stärker an dem, dem nächstälteren Blatte der Hauptachse zugewendeten Rande. Das erste Blatt der Blüthenachse (das einzige Vorblatt der Blüthe) steht schräg nach hinten, das erste Blatt des äusseren Perigonkreises ihm gegenüber, schräg nach vorn; die ganze Blüthe steht schief

1) Entgegen der Darstellung Payer's, Organogénie, Taf. 79 u, 118. — Scheitelansichten der Blüthenachsen können in solchen Fragen leicht irre führen, es bedarf der Untersuchung von Längsdurchschnitten. — 2) Payer, Ebend. Taf. 9. — 3) Ebend. Taf. 6—8.

4) Bei letzterer nur an vegetativen Auszweigungen. In der Inflorescenz der Commelyneen steht das erste Blatt jeder Seitenachse dem minder verbreiterten Rande des Stützblattes genähert, ähnlich wie bei Asphodelus.

in der Achsel des Stützblattes (Fig. 141) [1]. Das gleiche Verhältniss besteht bei Asphodelus luteus und bei Hemerocallis fulva und lutea, bei denen aus der Achsel des Vorblatts eine Seitenachse sich entwickelt, welche sich bei Asphodelus als Wickel, bei Hemerocallis als Schraubel weiter verzweigt. Die in den Achseln des Vorblatts der ersten Blüthe stehenden Auszweigungssysteme werden durch das rasche Dickenwachsthum der Achsen höherer Ordnung nach vorn (aussen) gedrängt; das Vorblatt der jeweiligen Endblüthe aber steht schief nach hinten. Die nämliche Bewandtniss hat es mit der Stellung des Vorblatts der ersten Blüthe der Partialinflorescenzen (der einzelnen Wickel) von Canna [2]. — Die Blüthenachsen von Aloë, Acorus, Butomus, von Orchideen bilden ihr erstes Blatt als eines der Glieder des äusseren Kreises des Perigons aus. Dieses steht seitlich von der Mediane der Blüthe nach hinten, der schmäleren Seitenhälfte des an der Basis ungleich in die Breite gewachsenen Stützblatts genähert (das zweite Blatt desselben Kreises steht um $^1/_3$ des Achsenumfangs vom ersten entfernt ebenfalls seitlich nach hinten, das dritte median nach vorn).

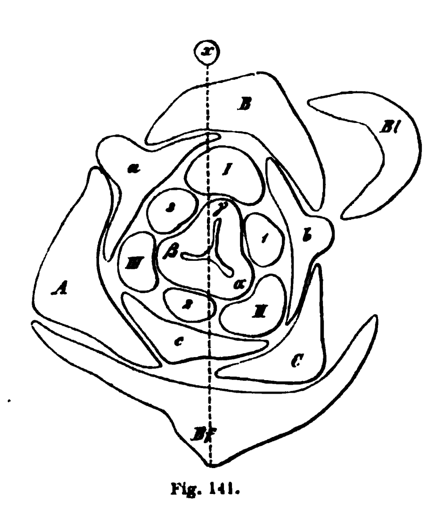


Fig. 141.

Seitliche Achsen von Dikotyledonen und Gymnospermen bilden gemeinhin ihre ersten Blätter (die sogenannten Vorblätter) als einen zweigliedrigen Wirtel relativ spät aus, nachdem die Seitenachse eine nicht unerhebliche Länge erreicht hat. Diese Blätter stehen dann einander gegenüber, nach der Divergenz $^1/_2$ seitlich am Spross, rechts und links von der Hauptachse. Ihre Stellung ist entweder gleichmässig beeinflusst, oder unbeeinflusst von dem Stützblatte. So z. B. Laubzweige von Pinus Abies L., Taxus baccata, Petroselinum sativum, Foeniculum officinale, Tilia, Celtis, Cytisus Laburnum, Cicer arietinum. Ist die Seitenachse steil aufgerichtet, und so mit ihrer der Hauptachse zugewendeten Kante dieser, unter Abplattung beider oder Aushöhlung der Hauptachse fest angedrückt, so sind die Ursprungsstellen beider Vorblätter nach vorn gedrängt. Ihre Medianebenen divergiren von derjenigen des Stützblatts um weniger als 90°. So an Laubzweigen von Rosa, Prunus, Quercus, Salix (Fig. 142), Populus, Euphorbia und vielen Anderen.

Fig. 141. Durchschnitt einer jungen Blüthenknospe nebst Vor- und Stützblatt von Lilium candidum, Mitte April. *B* Stützblatt; *Bl* Vorblatt; *A B C* die Blätter der äusseren, *a b c* die des inneren Kreises des Perigons *I II III* die des äusseren, 1 2 3 die des inneren Staubblattkreises *α β γ* Fruchtblätter.

---

1) Schimper, Ueber Symphytum Zeyheri; siehe auch Payer, Organogénie, Taf. 135 f. 30—39.

2) Wie dies auch aus einzelnen der Abbildungen Payer's zu ersehen ist: Organogénie, Taf. 145, Fig. 1, 3.

Häufig indess befinden sich die Entstehungsorte der Vorblätter in Beziehung zur Entwickelungsweise der Stützblattbasis. Oefters so, dass das erste Vorblatt, sehr zeitig nach Anlegung des Seitenzweigs hervortretend, dem minder verbreiterten



Fig. 142.

Seitenrande des Stützblattes genähert ist und schief nach hinten steht. Seine Medianebene bildet dann mit derjenigen des Stützblatts einen Winkel von mehr als 90°, z. B. einen von beiläufig 100° bei Laubzweigen von Campanula rapunculoïdes, von etwa 110° bei den Seitenblüthen sehr vieler Dikotyledonen; u. v. A. bei Ranunculus, Thalictrum, Delphinium, Rubus; von annähernd 120° bei den Seitenblüthen von Campanula. Treten dicht über dem Stützblatt zwei Vorblätter simultan und gleichhoch an der Seitenachse auf, so theilen sie sich in den Bogen der Peripherie derselben, welcher über den beiden Seitenrändern des Stützblatts liegt. Die Medianebenen beider divergiren dann um mehr als 120° von derjenigen des Stützblatts, und beide um annähernd den gleichen Winkel: um etwa 130° die Vorblätter der Blüthen von Lobelia bicolor. Das erste Blatt des Kelchs entsteht

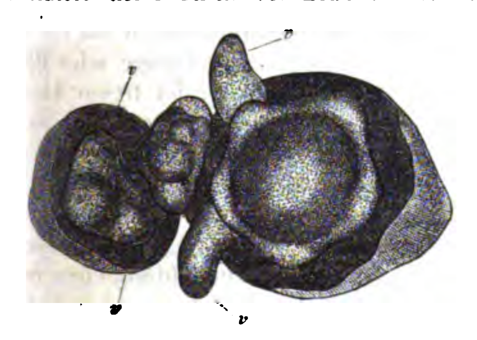


Fig. 143.

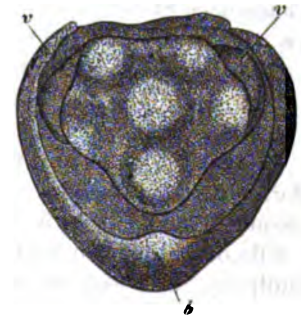


Fig. 144.

median nach vorn an der Blüthenachse, wenn die Verbreiterung der einander abgewendeten Ränder des Grundes der zwei Vorblätter gleichmässig ist: so bei Campanula und Lobelia (Fig. 142, 143). Verbreitert sich dagegen der nach vorn

Fig. 142. Querdurchschnitt einer blattachselständigen Knospe der Salix caprea. Die untere Fläche ist die dem Stützblatt zugewendete; die beiden Vorblätter sind verwachsen.

Fig. 143. Scheitelansicht eines Inflorescenzendes der Lobelia bicolor mit mehreren Blüthenknospen verschiedener Entwickelung.

Fig. 144. Scheitelansicht einer jungen Blüthenknospe der Campanula bononiensis.

gewendete Rand des einen Vorblatts stärker, als der andere, so kommt das erste Kelchblatt fünfgliedriger Blüthen schräg nach vorn, das zweite median nach hinten zu stehen: so bei der grossen Mehrzahl dikotyledoner Blüthen.

Es beschränkt sich die Einschaltung neuer Sprossungen in (über oder unter die Lücken gleichartiger zuvor gebildeter Sprossungen nicht auf Seitenachsen und Blätter. Auch die Blättchen gewisser zusammengesetzter Blätter zeigen eine derartige Entstehungsfolge: so die Abschnitte der Stamina composita von Sparmannia, Hypericum, Mesembryanthemum. Ebenso viele Ovula: die seitlichen Eychen der zusammengesetzten Eysprossen der Orchideen, des Cytinus Hypocistis z. B., ferner die Ovula von Papaver, Glaucium, Nymphaea, Passiflora, von Saxifrageen, Myrtaceen. Nicht minder viele Haargebilde; besonders deutlich die Spreuschuppen der Farrnkräuter, deren Anordnung an kriechenden Polypodiaceenstämmen (Niphobolus Lingua, Polypodium aureum z. B.) oft eine streng regelmässig quincunciale ist.

Das Auftreten der neuen seitlichen Sprossungen über der weitesten der Lücken zwischen den nächstbenachbarten älteren gleichartigen Sprossungen derselben Achse ist eine Erscheinung von nahezu vollständiger Allgemeinheit. Es muss eine gemeinsame Ursache ihr zu Grunde liegen. Sei in Bezug auf dieselbe eine Hypothese gestattet. Wenn in einer gegebenen Zone eines Vegetationspunktes eine von dessen Längsachse divergirende Wachsthumsrichtung, ein Streben nach seitlicher Ausbreitung der Masse neu sich einstellt, so wird die Festigkeit der (die Zellmembranen des Innern überall an Festigkeit übertreffenden) freien Aussenwände der Zellen der Oberfläche dem Hervortreten der neuen Sprossung einen gewissen Widerstand entgegen setzen. Ist dieser Widerstand nicht in allen Punkten gleich; ist die Membran der freien Aussenfläche an einer Stelle dehnbarer als an den übrigen, so wird die Sprossung an dem Orte dieser grössten Dehnbarkeit über die Fläche der Achse sich erheben. An denjenigen Stellen, welche den letztzuvor gebildeten Sprossungen am nächsten liegen, hat jene Membran während der Entwickelung dieser Zweige oder Blätter schon eine beträchtliche Dehnung erfahren. Die Ausstülpung der freien Aussenfläche durch die Thätigkeit der von ihr umschlossenen Masse musste auch auf die nächste Umgebung der sich bildenden Protuberanzen zerrend und dehnend wirken. Die Dehnbarkeit wird hier fortan die geringste sein. Auf den Ort der Aussenfläche der betreffenden Zone, welcher den Gränzen der letztentstandenen Sprossungen am fernsten liegt, hat jene Zerrung am wenigsten gewirkt. Hier ist die Stelle des geringsten Widerstands gegen das Streben zur Bildung einer neuen Ausstülpung; hier wird die neue Sprossung zum Durchbruch kommen auch dann, wenn ihre im Wesen der wachsenden Masse begründete ursprüngliche Richtung in einem weit geöffneten Winkel von dem (auf die Stängelachse bezogenen) Radius der dehnbarsten Stelle der Aussenfläche des Vegetationspunkts divergirt.

§ 12.
Verhältniss neu auftretender Wachsthumsrichtungen zu den Richtungen der Zellvermehrung in den Vegetationspunkten [1]).

In allen wachsenden mehrzelligen pflanzlichen Gebilden geht Zunahme des Volumens der Vermehrung der Zellenzahl voraus. Es erweitern sich die eine, oder die mehreren, oder die vielen Zellen des Vegetationspunkts, in denen Fächerung durch Scheidewandbildung vor sich gehen soll, und dann erst werden die betreffenden Zellen durch Scheidewände getheilt, welche senkrecht sind auf der Richtung der stärksten vorausgegangenen Zunahme des Zellendurchmessers. Wenn die Substanz des Vegetationspunkts eine neue Wachsthumsrichtung einschlägt, so bilden die Membranen der Zellen eines Theiles seiner Aussenfläche Ausstülpungen. Die Ausstülpungen gehören einzelnen Zellen an z. B. bei der Astbildung von Cladophoren, der Blattbildung von Laubmoosen (siehe die Fig. 123—26, 131, S. 490, 492, 494). Erst nachdem die Ausstülpung über die Aussenfläche des Vegetationspunkts um ein bestimmtes, bei verschiedenen Pflanzenformen verschiedenes, aber nirgends sehr niedriges Maass hervorragt, wird ihr Innenraum von dem ursprünglichen Raum der sie tragenden Zelle durch eine Wand geschieden, welche auf der Achse der Hervorragung senkrecht steht. Viele Gewächse, wie Laubmoose, beblätterte Jungermannieen, Charen, Florideen einfacheren Baues, erlauben jede laterale Bildung auf eine einzige Zelle der tragenden Achse zu beziehen und zurückzuführen; und zwar auf eine von der Scheitelzelle der Achse abgeschiedene Glieder- oder Segmentzelle [2]). Bei den Laubmoosen z. B. entspringt jedes Blatt als Ausstülpung der freien Aussenwand einer Segmentzelle; wird eine Seitenachse angelegt, so erhebt sich aus der Segmentzelle vor Anlegung des Blatts, nahe am einen Seitenrande der Segmentzelle eine wenig umfängliche Protuberanz von kreisförmigem Querschnitte, die einzellige Anlage des neuen Astes, nach deren Hervortreten erst der Rest der freien Aussenwand der betreffenden Segmentzelle zur Anlage eines Blattes nach Aussen sich wölbt [3]). Es giebt bei den meisten Laubmoosen jede Segmentzelle des entwickelten Stammes einem Blatte Ursprung (vergl. die Figuren 75—77, S. 456). Aber dass nicht nothwendig jede Segmentzelle ein Blatt bilden muss, dass nicht darum, weil sie ein in gewisser Beziehung selbstständiges Einzelwesen sei, ihr das Vermögen zur Entwickelung je eines Blattes innewohne, geht klärlich daraus hervor, dass die jungen Anlagen von beblätterten Achsen zu eiförmigen oder paraboloïdischen Zellgewebsmassen werden, von der einzigen umgekehrt-dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle eine lange Reihenfolge von Segmentzellen abscheidend, deren keine ein Blatt entwickelt (Fig. 145); ferner daraus, dass (ohne Aenderung der Art der Zellvermehrung im wach-

---

1) Dieser Gegenstand ist im ersten Abschnitte des vorliegenden Bandes, S. 125, vom Standpunkte der Zellenbildung in ihrem Verhältniss zum allgemeinen Wachsthum des Pflanzenkörpers betrachtet worden. Hier soll es vom entgegengesetzten Standpunkte aus geschehen.

2) Pringsheim hat zweckmässig für Gliederzelle den Ausdruck Segmentzelle, für die aus Vermehrung einer Segmentzelle hervorgegangene Gewebspartie einer Achse den Ausdruck Stängelsegment eingeführt (seine Jahrbücher, 3, p. 494). Im Folgenden sollen diese Ausdrücke regelmässig gebraucht werden.

3) Hofmeister, in Pringsh. Jahrb. 3, p. 271.

senden Stängelscheitel) an den Enden mancher, unter die Bodenfläche dringender Stängel der Jungermannia bicuspidata die Blattbildung aufhört, die am hinteren, älteren Theile desselben Stängels stattfand; — endlich daraus, dass bei den Jungermannieen, welche keine sogenannten Unterblätter besitzen, von den drei Längsreihen von Segmentzellen, welche von der umgekehrt-dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle des Stängels durch successive Fächerung derselben, mittelst je einer ihren drei Seitenflächen paralleler Scheidewände, abgeschieden werden, nur die beiden nach oben gewendeten Reihen Blätter entwickeln: die dritte der Unterlage zugekehrte nicht. So bei Plagiochila asplenioïdes, Jungermannia bicuspidata, Radula complanata [1].

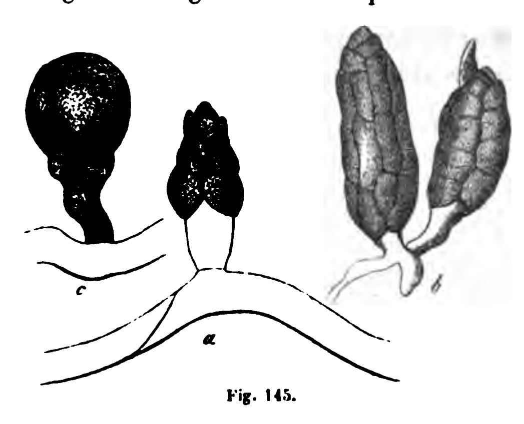


Fig. 145.

Keine der Gefässpflanzen, deren Achsenenden von einer einzigen Scheitelzelle bestimmter Form gekrönt sind, lässt die Annahme zu, dass aus jeder von der Scheitelzelle abgeschiedenen Segmentzelle ein Blatt gebildet werde. Selbst bei denjenigen Polypodiaceen, welche — wie Aspidium filix mas, Asp. spinulosum — häufig eine Uebereinstimmung der Winkel der Seitenkanten der dreiseitig-umgekehrt-pyramidalen Scheitelzelle des Stammes und den Divergenzwinkel zweier consecutiver Blätter zeigen (S. 136), ist es, der Anordnung der Zellen eines solchen Achsenendes nach, nicht möglich, den Versuch des Nachweises der Entstehung eines Blattes aus jedem Stängelsegment durchzuführen. Wenn auch die Umgränzung schon des drittjüngsten, und noch mehr die der folgenden Stängelsegmente eine sehr undeutliche und zweifelhafte ist, so lehrt doch der Augenschein (Fig. 146), dass zwischen der Anlage des jüngsten über das Achsenende bereits erhabenen Blattes

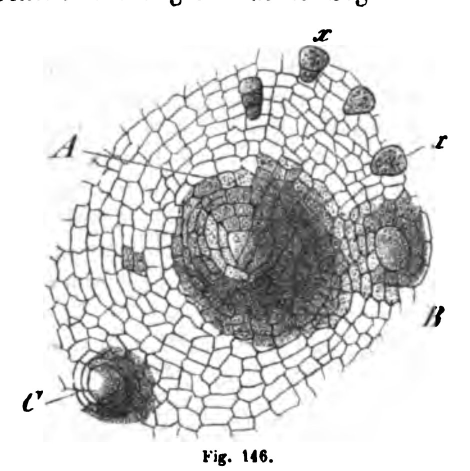


Fig. 146.

Fig. 145. Unterirdische Vorkeimfäden der Schistostega osmundacea, mit ihnen aufsitzenden Anlagen von Stämmchen; *a* im ersten Beginne der Anlegung dreier Blätter; *b* das Stämmchen links noch blattlos, das rechts in Blattbildung begriffen; *c* ein zur Ebene des Papiers senkrecht gekrümmtes Stämmchen, noch blattlos, dessen Scheitel gesehen wird.

Fig. 146. Scheitel eines Stammes von Aspidium spinulosum, von oben gesehen; *A C* die beiden jüngsten Blätter; *A* die Stelle, an welcher das nächste hervortreten wird; *x x* Anlagen von Spreuschuppen.

1) Hofmeister, in Pringsheim's Jahrb., 3, Taf. 8, Fig. 8, 10—12.

und dem Achsenscheitel nicht entfernt Raum genug ist für die Vielzahl von Segmenten, die hier hätten eingeschaltet werden müssen, wenn jedes Segment hätte ein Blatt produciren, und die Blattstellung die Divergenz $^5/_{13}$ hätte einhalten sollen. Denn das jüngste Segment ist der Blattanlage *B* ziemlich genau opponirt. Es müssten somit in der Region der Stammspitze, welche von einem durch *B* gelegten Kreis, dessen Centrum der Stammscheitel ist, 13 oder doch 10 Blattanlagen (= Stängelsegmente) vorhanden sein. Ein Blick zeigt, dass davon keine Rede sein kann. Ganz dasselbe gilt von den dreiflächigen, zweischneidigen Scheitelzellen der Achsenenden von Pteris aquilina [1]).

Die Abwesenheit bedingender Beeinflussung der Zahl und der Stellung neu zu bildender Blätter durch die Zahl und Form der von der Stängelscheitelzelle abgeschiedenen Segmentzellen tritt bei den meisten Gefässkryptogamen noch viel auffälliger hervor. Polypodium vulgare und P. Dryopteris zeigen bald dreiseitig-pyramidale, bald zweischneidige, von drei Flächen begränzte, Scheitelzellen des Achsenendes. Die Blattstellung ist bei ersterer Art beinahe ausnahmslos, bei letzterer stets zweizeilig. Die Individuen von Isoëtes lacustris mit zweifurchigem Stamme (und deren ist die grosse Mehrzahl) besitzen zweischneidige Scheitelzellen des Stammes. Die Blattstellung junger Pflanzen ist zweizeilig, die älterer schief dreizeilig; die Form der Stammscheitelzelle alter Pflanzen stimmt mit der junger Pflanzen überein (Fig. 147). — Bei den Equiseten scheidet die dreiseitig-umgekehrt-pyramidale Stammscheitelzelle in schraubenliniger Folge Segmentzellen ab, die in frühester Jugend treppenstufenartig zu einander gestellt sind. Auf einer wenig weiter vorgerückten Entwickelungsstufe werden je drei Segmente, die zusammen einen Umgang der schraubenlinigen Succession der Gliederzellen bilden, durch ungleichmässiges Wachsthum der freien Aussenfläche zu einem, zur Stängelachse genau transversalem Gürtel des Stängels. Jeder solche Gürtel entwickelt die ringwulstförmige Anlage eines Blattwirtels [1]); die Zahl der aus diesem zunächst hervorsprossenden Einzelblätter ist bei kräftigen Trieben weder 3, noch ein Multiplum von 3. Und auch bei den schmächtigen Achsen, welche nur drei-

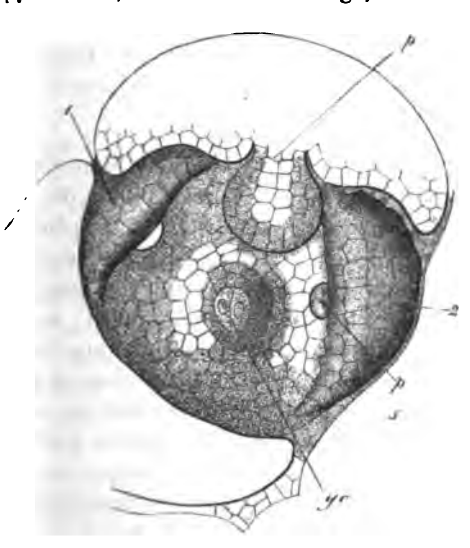


Fig. 147.

Fig. 147. Scheitelansicht der Mittelgegend der quer durchschnittenen Endknospe eines alten Exemplars des Isoëtes lacustris. Die Blätter, deren beide jüngste mit 1, 2 bezeichnet sind, stehen in linkswendiger Schraubenlinie nach der Divergenz $^{13}/_{34}$; die Stammscheitelzelle *gc* hat zweischneidige Form.

1) Man sehe die Abbildungen in Abh. K. S. G. d. W. 5, Taf. 5, 7.
2 Rees, in Pringsh. Jahrb. 6, p. 216.

zähnige Blattscheiden bilden, lassen sich die Einzelblätter nicht auf Stängelsegmente beziehen; denn die Zähne der Blattscheiden alterniren; die Stängelsegmente

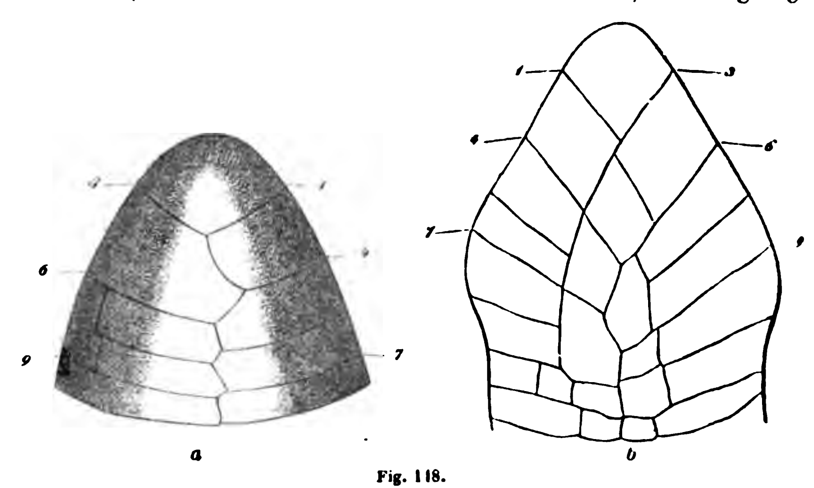


Fig. 118.

aber sind einander superponirt; jene bilden sechs, diese drei der Stängelachse parallele Reihen. — Bei den Selaginellen mit vierzeiligen Blättern bilden die, von der dreiflächigen, einen Ausschnitt eines der grossen Achse parallel abgeplatteten Paraboloïds darstellenden Scheitelzelle abgeschiedenen Stängelsegmente zwei, der Stängelachse parallele Längsreihen. Die Blätter stehen in vier solchen Längsreihen, von denen keine mit den Mittellinien der Segmente zusammen fällt; und es stehen die Blätter der beiden Längszeilen, welche einer Segmentreihe angehören, wechselnd in ungleichen Höhen dem Stängel eingefügt [1]), so dass — gesetzt jedes Segment entwickele ein Blatt, was möglich, aber nicht wahrscheinlich ist — die einen Segmente in einer Richtung ihre blattbildende Thätigkeit äussern müssten, welche der der anderen Segmente derselben Längsreihe nahezu entgegengesetzt wäre. — Bei Salvinia natans bilden die, von der paraboloïdausschnittförmigen Scheitelzelle durch wechselnd nach rechts und nach links geneigte Scheidewände abgeschiedenen Stängelsegmente zwei Längsreihen, welche zahnartig in einander greifen. Jedes Segment theilt sich, bis zum Zeitpunkte der Bildung eines jüngsten Blattes, in 12 Zellen, von denen 4 im Querschnitte sichtbar sind; zweimal zwei in der Seitenansicht an den Gränzen des Segments gegen die Zellen der anderen Längsreihe von Segmenten liegen, während zweimal vier den Mittelstreifen des Segments einnehmen. Jene sind doppelt so hoch als diese. Die Blätter stehen in alternirenden dreigliedrigen Wirteln; je zwei der Blätter, eyförmig ungetheilt, breiten sich auf der Wasserfläche aus (Luftblätter); das dritte.

Fig. 118. *a* Achsenende eines vegetativen Sprosses des Equisetum scirpoïdes Michx von aussen gesehen. Die oberen Gränzen der Stängelsegmente sind durch Ziffern bezeichnet: das jüngste mit 1. Die Segmente 7 und 9 sind bereits in gleicher Höhe. — *b* Durchschnitt eines eben solchen Achsenendes, durch 2 der Achse parallele, die Scheitelzelle nicht verletzende Schnitte gewonnen.

1) Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 23, 24.

vielgetheilte, hängt ins Wasser hinab (das Wasserblatt). In einer Scheibe des Stängels welche die Höhe eines halben Segments einnimmt (und die selbstverständlich aus den gleichhohen Hälften zweier verschiedenhoher Segmente gebildet ist, und zwar aus der oberen eines älteren, der unteren eines jüngeren Segments) entsteht, an der Stängelseite, welche der Wasseroberfläche zugekehrt ist, bei Anlegung eines Blattwirtels ein Luftblatt aus einer (der obersten) der niedrigen Zellen des jüngeren, höheren Segments; das zweite Luftblatt aus der untersten hohen Zelle der älteren Segmenthälfte, nachdem schon etwas zuvor aus der nach Unten hin seitlich angränzenden Zelle desselben Segments ein Wasserblatt sich entwickelt hat [1]). Jeder Blattwirtel besteht also aus zwei Sprossungen eines, und einer Sprossung des nächstjüngsten Segments; jeder Knoten des Stängels aus Zellen sehr verschiedener Abstammung.

Neue Wachsthumsrichtungen, welche seitlichen Bildungen der verschiedensten Würde, welche Seitenachsen, Blättern, adventiven Wurzeln den Ursprung geben, treten auch an einzelligen Gewächsen auf: an den Caulerpen und anderen Siphoneen. Hier kann selbstverständlich an eine Bedingung der Anlegung seitlicher Sprossungen durch die Bildung bestimmter individueller Zellen nicht gedacht werden. Aber die Annahme einer solchen Bedingtheit ist ganz ebenso unthunlich bei sehr vielzelligen Vegetationspunkten, deren Wachsthum in vielen, auf der jeweiligen Aussenfläche senkrechten Richtungen gleichmässig oder nahezu gleichmässig fortschreitet, der Art, dass die neu hinzukommende Körpermasse die bisherige Aussenfläche in Form des Mantels irgend eines von doppeltgekrümmten Flächen umgebenen Körpers umgiebt, dessen eine Achse mit derjenigen des Vegetationspunkts zusammenfällt. Es ist dann eine Vielzahl von Zellen der Oberfläche des Vegetationspunkts, welche durch, im Allgemeinen den Chorden der freien Aussenfläche parallele, Wände ziemlich gleichzeitig getheilt werden. Eine Scheitelzelle, welche durch Bildung von Segmentzellen alle Zellvermehrung einleitet, kann an solchen Vegetationspunkten nicht unterschieden werden. Auch wenn eine einzige Zelle den Scheitel des Vegetationspunkts einnimmt, ist sie in keinem Durchschnitte parallel der Achse des Vegetationspunkts von dreieckiger Form. Sie ist nach unten hin durch eine, zu jener Achse nahezu rechtwinklige Wand begränzt (Wurzeln von Pflanzen, deren Achsen solche Vegetationspunkte besitzen, sind in der Regel in ihren Vegetationspunkten analog beschaffen). Seitenachsen und Blätter, die an einem solchen Vegetationspunkte sich entwickeln, treten über dessen Aussenfläche in der Weise hervor, dass schon an der ersten Erhebung die freien Aussenwände mehrerer, meist vieler Zellen betheiligt sind. Sehr viele Pflanzen, wohl die Mehrzahl der Phanerogamen, zeigen diese Verhältnisse. Als Beispiele, welche ich nach oft wiederholter genauer Untersuchung für völlig sicher erachte, nenne ich: Tradescantia virginica, Allium Cepa, Quercus Robur (sessiliflora), Castanea vesca, Ribes petraeum, Prunus Avium, Trifolium medium, Vicia Faba, Campanula bononiensis, Beta vulgaris, Lycopodium Selago (letzteres nur in Bezug auf die beblätterten Achsen, nicht auf die Wurzeln [2]). Viele Gewächse, deren Achsenenden von einer zweischneidigen oder ver-

1) Pringsheim, in dessen Jahrb. 2, 496 ff.

2) Vergl. Cramer, in Nägeli u. Cr. Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 11, und in Betreff der Wurzeln Leitgeb in Nägeli, Beitr. z. Bot.

kehrt-pyramidalen Scheitelzelle gekrönt sind, erheben die Anlagen der Blätter als von Anfang an vielzellige Protuberanzen über die Peripherie des Achsenendes, die nicht auf Segmente des Stängels bezogen werden können: Abietineen, Cycadeen, Robinia, Equiseten, Selaginellen. Selbst die Haare der Staubfäden der Centaureen sprossen über die Aussenfläche der Filamente als Protuberanzen zweier aneinander gränzender Zellen der Epidermis hervor; der Durchschnitt der Längsscheidewand des wachsenden zweizelligen Haares mit der freien Aussenwand trifft dessen Scheitel.

Die Erörterung des Verhältnisses seitlicher Bildungen einer Achse zu den einzelnen Zellen oder zu Zellengruppen derselben hat unausgesetzt im Auge zu behalten, dass die Volumenzunahme eines wachsenden mehrzelligen Vegetationspunktes die der Zellenvermehrung desselben vorausgehende Erscheinung ist; dass das Wachsen sich als der ursprüngliche, bedingende Vorgang, die Fächerung der erweiterten Zellen durch neue Scheidewände aber als der darauf folgende, abgeleitete, bedingte Vorgang darstellt (S. 129). Von diesem Standpunkte aus erscheint es vor Allem bedeutungsvoll, dass blatt- und zweiglose, selbst sehr vielzellige Achsen (oder Achsenenden, welche die jüngsten Seitenzweige und Blätter sehr weit überragen) eine höchst einfache Anordnung der Zellen zeigen. Die Zellen stehen in der Achse parallelen Längsreihen. Die oberen und unteren Wände der Zellen sind sammt und sonders zur Achse transversal. Die freien Aussenflächen der Zellen, die nur etwas unterhalb der Scheitelregion sich befinden, haben die Form von Rechtecken oder von Trapezen, deren obere und untere Seiten senkrecht zur Achse des Stängels sind (junge blattlose Achsen von Muscineen, die jungen, noch blattlosen embryonalen Achsen aller darauf untersuchten Phanerogamen, Achsenenden von armblättrigen Farrnkräutern, von Equiseten, Gräsern z. B.). Verwickeltere Anordnung der Zellen, Gruppirung derjenigen der Aussenfläche zu tangentalschiefen Reihen, Schrägheit der seitlichen Wände derselben kommen nur an solchen Achsen vor, welche Blätter tragen, die nach complicirteren Stellungsverhältnissen geordnet sind.

Die Entwickelung der Blattgebilde eilt der Weiterentwickelung der Region des Stängels voraus, aus welcher sie hervorwuchsen (S. 114). Zeitiger, als das Gewebe einer gegebenen Zone eines jungen Stängels geräth das Gewebe des von ihr getragenen Blattes in Spannung. Das zeigt sich deutlich in einer langen Reihe von Erscheinungen; u. v. A. in der frühen Aufrichtung zenithwärts der Blätter (beziehendlich Blattstiele) der meisten kriechenden, oberirdischen oder unterirdischen Stämme (z. B. Pteris aquilina, Adoxa Moschatellina, Stolonen von Fragaria vesca), in der analogen Aufrichtung der Blätter mancher überhängender Knospen (Ampelopsis, Vitis). In nicht wenigen Fällen kann die Anwesenheit beträchtlicher Spannung in jungen, bei Weitem noch nicht ausgewachsenen Blättern, die Abwesenheit solcher Spannung oder doch das niedrige Maass derselben in der Stängelregion, welcher das Blatt eingefügt ist, ersehen werden aus der starken Incurvation concav nach Aussen von den jungen Blättern abgeschälter Epidermisstücke, dem Unterbleiben oder der Geringfügigkeit dieser Incurvation an Oberhautfetzen, die dicht über oder unter der Insertion des betreffenden Blattes vom Stängel abgelöst wurden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die — in transversaler Richtung besonders starke — Dehnung, welche die expansiven Gewebe eines noch jungen, unerwachsenen Blattes auf die Epidermis der Basis desselben üben, auch

auf das Gewebe des im Knospenzustande befindlichen Stängelendes oberhalb der Insertion des Blattes sich zum Theile überträgt. Dieses Gewebe erfährt, durch das relativ beschleunigte Wachsthumsstreben der Blattbasis, eine Zerrung in der Richtung des Insertionsstreifens des Blattes.

Dass das spannungslose oder schwach gespannte, weichwandige Gewebe oberhalb der Einfügung derjenigen jüngsten Blätter, welche in einen Zustand hoher Spannung eintreten, — dass dieses Gewebe einer von den wachsenden Blättern ausgeübten Zerrung passiv folgt, ist vollständig erwiesen durch die Thatsache, dass nach Aenderung der Stellung der jüngsten Blätter der Laubmoose Fissidens und Schistostega unter dem Einflusse des Lichtes, die Form der Scheitelzelle des Stämmchens sich ändert (S. 140). Die gleiche Beeinflussung der Zellenanordnung des Stängelscheitels durch das Wachsthum der Basen der zunächst ihn umstehenden jüngsten Blätter zeigt aber auch in sehr vielen anderen Fällen der Augenschein. Es genügt zu dem Nachweis dieses Verhältnisses die Betrachtung der Scheitelansicht eines Stängelendes mit decussirt stehenden Blättern z. B. von Fraxinus, Syringa, Sambucus, Dianthus, Viscum, das durch einen dicht über dem Achsenscheitel geführten Querschnitt durch die Basen der jüngsten Blätter, und durch einen diesem parallelen Querschnitt dicht unter der Insertion derselben der Beobachtung bequem zugänglich gemacht ist [1]. Die jüngsten Blätter dieser Pflanzen (wie derer mit zwei- oder dreigliedrig decussirter Blattstellung im Allgemeinen) sind der Achse mit wenig umfassender, an der Vorderfläche nur schwach gekrümmter Basis eingefügt. Die Blätter verbreitern ihre Basis, nach erfolgter Anlegung, vorwiegend durch Wachsthum ihrer Ränder. Bei den Pflanzen mit zweigliedrig decussirter Blattstellung hat die Scheitelregion der Achse, welche von dem letztgebildeten Blattpaare unmittelbar vor Anlegung eines neuen umschlossen wird, den Umriss einer Ellipse (oder eines Rhombus mit abgestumpften Ecken), deren kleine Achse nahezu [2] mit den Medianen der betreffenden Blätter zusammen fällt. Nach Anlegung eines neuen Blattpaares wird die Form dieses Raumes durch das, an den Seitenrändern intensivste, Breitenwachsthum der Insertionen dieser Blätter allmälig um 90° verschoben; aus der Ellipse wird ein Kreis, aus diesem endlich eine Ellipse, deren grosse Achse ungefähr in diejenige Richtung zu liegen kommt, welche zuvor die kleine Achse innehielt. Das Dickenwachsthum des Achsenendes oberhalb des jüngsten Blattpaares wird, erst nach Anlegung dieser Blätter, offenbar durch eine von ihnen ausgehende Einwirkung, in einer Richtung überwiegend gefördert, welche zu der zuvor geförderten senkrecht ist. Vor den wachsenden Seitenrändern der Blätter, da wo die Zerrung des Gewebes der Stängelspitze vorzugsweise geschieht, werden neue Zellen durch Fächerung vorhandener gebildet. Die fächernden Scheidewände stehen senkrecht auf der Richtung des stärksten Wachsthums; und so behält die Anordnung der Zellen, während der Verschiebung der Form des Vegetationspunkts, ein strahliges Aussehen: die Zellen der Aussenfläche des Scheitels stehen in Reihen, welche radial zum Scheitelpunkt verlaufen, gleichviel, ob der Contour des blattlosen Achsenendes ein Kreis, oder ob er eine nach der einen oder der andern Richtung orientirte Ellipse ist. — Noch deutlicher tritt bei dreigliedrig

1) Man vergl. die treuen und übersichtlichen Abbildungen N. J. C. Müller's in Pringsh. Jahrb. 5, Taf. 26—32. — 2) Nicht völlig; vergl. N. J. C. Müller a. a. O. u. § 11.

decussirter Blattstellung die Einschaltung neuer radialer Zellreihen vor die wachsenden Seitenränder des letzten Blattes jedes jüngsten Wirtels hervor[1]), und ganz besonders überzeugend sind die Bilder der Zellennetze von Stängelenden des Viscum album, an denen dreigliedrig decussirte Stellung der Blätter in zweigliedrige übergeht, oder umgekehrt[2]).

Die Beeinflussung der Umgränzung, und damit der Richtung der vom Scheitelpunkt ausstrahlenden Zellenreihen der Aussenfläche eines nackten Stängelendes fällt hinweg, wenn das jüngste Blatt, in dessen basilarem Gewebe eine Spannung eintritt, zu diesem Zeitpunkte das Achsenende mit scheidiger Basis bereits vollständig umfasst. So ist es bei den älteren Isoëtenstämmen, auf deren Stammenden während des ganzen Lebens dauernd die Zellenanordnung erkennbar ist, welche sie schon in früher Jugend, bei einfacher zwei- oder dreizeiliger Blattstellung, aufgeprägt erhielten durch diejenige Förderung des Dickenwachsthums des Stammes nach zwei opponirten oder drei gleich divergenten Richtungen, die in der Zwei- oder Dreifurchung des Stammes sich zu erkennen giebt. Es wird jene Beeinflussung wenig merklich, ja verschwindend, bei geringer Breite der Insertionsstellen in vielen Längszeilen, unter kleinen Divergenzwinkeln stehender Blätter, wie z. B. bei Lycopodium Selago, und — statt Blätter Seitenachsen gesetzt, — in den Inflorescenzen der vielblüthigen Papilionaceen. Selbst bei grösseren Divergenzen consecutiver Blätter sind die Verschiebungen des Umrisses des blattlosen Achsenendes nur unbeträchtlich, wenn dieser Umriss, in Folge geringer Breite der Blattbasen, ein Polygon ist (wie z. B. das Pentagon bei Sempervivum, Fig. 82, S. 458, das Octogon der Blüthenachse von Ranunculus, Fig. 129, S. 493). Sie ist dagegen in augenfälligster Weise hervortretend an Pflanzen mit schräg dreizeiliger oder schräg vierzeiliger Blattstellung, deren Blätter zur Zeit des Eintritts erheblicher Gewebespannung und eines intensiveren Breitenwachsthums der Basis einen Bruchtheil des Stängels umfassen, welcher dem durch den Divergenzwinkel bemessenen ungefähr gleichkommt. So verhalten sich z. B. Polygala, Melaleuca, Ribes, Abietineen, Muscineen (S. 492, 93).

Trägt die Spitze eines Stammes, dessen Blätter in mehr als drei der Achse parallelen Längsreihen stehen, eine einzige Scheitelzelle, so wird deren Umriss direct beeinflusst durch die Zerrung, welche die Insertionen der drei jüngsten in Spannung gerathenden Blätter auf das Zellgewebe des Achsenendes ausüben. — Die Form der Projection auf eine zur Achse senkrechte Ebene, des, von drei consecutiven, weniger als halb stängelumfassenden, Blättern eines (gerade oder schräg dreizeilig beblätterten Stängels umschlossenen, Raumes ist die eines Dreiecks, von dessen Winkeln derjenige, welchen die beiden jüngeren Blätter bilden, unter allen Umständen die Hälfte der Differenz der grossen und der kleinen Divergenz dieser Blätter beträgt. Die einzige Scheitelzelle der Stängelspitze wird durch die drei jüngsten, in Spannung gerathenden Blätter in eine dem Umriss jenes Dreiecks entsprechende Gestalt gezerrt. Die Winkel ihrer Scheitelfläche werden den Winkeln des dreieckigen Raumes correspondirend gerichtet; derjenige Winkel, welcher nach der Ecke zwischen den zwei jüngsten jener Blätter hin gewendet ist, wird der halben Differenz der grossen und kleinen Divergenzwinkel der Blattstel-

1) N. J. C. Müller a. a. O. Taf. 26, Fig. 10. — 2) Ders. ebend. Taf. 29. Fig. 29, 31

lung ähnlich oder gleich. Wäre das Breitenwachsthum dreier consecutiver junger Blätter während eines längeren Zeitraumes gleichmässig intensiv, so würde jener Raum bei jeder Divergenz, die grösser ist als $^1/_3$ des Stängelumfangs, die Gestalt eines recht- oder stumpfwinklig gleichschenkligen Dreiecks haben, dessen Seitenwinkel gleich sind der halben Differenz zwischen der grossen und der kleinen Divergenz des betreffenden Stellungsverhältnisses, und dessen Basis dem zweitjüngsten der drei Blätter zugekehrt ist. Das Breitenwachsthum der Blätter lässt aber mit vorrückendem Alter an Intensität nach. In Folge dessen nähert jener Raum seinen Umriss dem eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen (der Ecke zwischen den beiden jüngsten Blättern zugekehrter) Scheitelwinkel auf die Hälfte der Differenz der grossen und der kleinen Divergenz des Stellungsverhältnisses geöffnet ist. Diese Formänderung überträgt sich auf die Scheitelfläche der Endzelle des Stängels. Bei verschiedenen Pflanzen geht die Annäherung jenes Raums an die spitzwinklig-gleichschenklige Gestalt ungleich weit. Bei Aspidium filix mas und spinulosum ist sie nahezu vollständig, so dass die Berechnung der Winkel der Scheitelfläche der Endzelle aus der Länge ihrer Seiten sehr häufig Grössen giebt, welche den ausgesprochenen Voraussetzungen genau entsprechen. Bei Laubmoosen dagegen erhält die Endfläche der Stammscheitelzelle oft die recht- oder stumpfwinklig gleichschenklige Form. In einem wie im andern Falle bildet die jeweilig jüngste Wand der Scheitelzelle einen der Schenkel jenes Dreiecks (vergl. die Abb. Fig. 75—77, S. 456; und Fig. 146, S. 510).

Die Form des Raumes, welchen die drei jüngsten Blätter umgeben, die ihre Insertionen in den Stängel stärker verbreitern als der Stängel in dieser Zone selbstständig an Umfang zunimmt, wird modificirt durch das Auftreten von Spannung in der Einfügungsstelle eines nächstjüngeren Blattes. Der zeitweilig verkleinerte Raum wird dahin umgestaltet, dass einer der Schenkel des Dreiecks zur Basis, die Basis zu einem der Schenkel wird. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass der Eintritt der Spannung in der ganzen Breite der Blattbasis ziemlich gleichzeitig, die Verkleinerung und die Aenderung des Winkels des dreieckigen Raumes also plötzlich erfolge. Die Zerrung des Gewebes des Vegetationspunktes hört in einer der bisher bestandenen Richtungen auf; eine Zerrung in einer, von dieser Richtung spitzwinklig divergirenden tritt dafür ein. Dadurch müssen nothwendig auch die Gestalten der spannungslosen Stängelsegmente und der Scheitelzelle modificirt werden. Die bisher kürzeste Seitenfläche wird von der mächtigsten Zerrung betroffen und in ihrem Wachsthum so gefördert, dass sie zur längsten wird; während die bisher längste Seitenfläche dem dehnenden Einflusse der rascher als der Stamm wachsenden Blätter am Mindesten ausgesetzt, im Wachsthum hinter den anderen so weit zurückbleibt, dass sie zur kürzesten wird. Die Verschiebung der Form vollzieht sich durch allseitiges, aber sehr verschieden bemessenes Wachsthum der Seitenflächen der, während der Verschiebung an Grösse beträchtlich zunehmenden Scheitelzelle. Sie vollzieht sich zwar allmälig, geht aber (der Plötzlichkeit des Eintritts der Spannung in dem Blatte gemäss, welches den stärksten Einfluss übt) doch so rasch vorüber, dass die Beobachtung weit häufiger Endflächen von Scheitelzellen mit der Blattstellung entsprechenden Winkeln findet, als Uebergangszustände von einer der Richtungen des grössten Durchmessers des Dreiecks zur andern; Zustände, welche durch ungewöhnlich grosse Dimensionen der Scheitel-

zelle gekennzeichnet zu sein pflegen [1]. Nach vollendeter Verschiebung besitzt die Scheitelzelle die relativ beträchtlichste räumliche Ausdehnung. Jetzt theilt sie sich durch eine, der ältesten ihrer Seitenwände parallele Wand: offenbar sofort nach der Erreichung der neuen Gestalt, denn die dem Augenschein nach eben getheilten Scheitelzellen sind die absolut kleinsten. Der Winkel, welchen die neue Wand mit der nächstälteren bildet, ist selbstverständlich gleich der halben Differenz der beiderlei Divergenzen man vergleiche die beistehende schematische Figur nebst Erläuterung). In einer, auf die neu entstehende Wand senkrechten Richtung war die vorausgehende Volumenzunahme der Scheitelzelle, insbesondere in der Richtung aufwärts, am bedeutendsten gewesen. — Die Aussenflächen neu gebildeter Segmentzellen sind von trapezischer Gestalt; die oberen und unteren Kanten derselben sind zur Stängelachse transversal-tangental, einander parallel. Eine kurze Zeit lang nehmen beide, Scheitel- und Segmentzelle, ohne Winkelverschiebung an Grösse zu. Aber bald nach Abscheidung einer Segmentzelle von der Scheitelzelle wird in der Form der freien Aussenfläche jener die von einem neu in Spannung eintretenden Blatte geübte Zerrung in neuer Richtung bemerklich: Die Aussenfläche wird an dem einen Rande stärker verbreitert: entweder an dem auf die schraubenlinige Succession der Segmentzellen bezogenen vorderen, oder dem hinteren. An welchem, hängt ab von der Lage der in Spannung eintretenden Blätter zu der jüngsten Segmentzelle [2]. Die aus den von der Verschiebung betroffenen Segmenten hervorgesprossten Blätter von Laubmoosen werden an dem einen Seitenrande rascher verdickt, als am anderen. Der Quer-

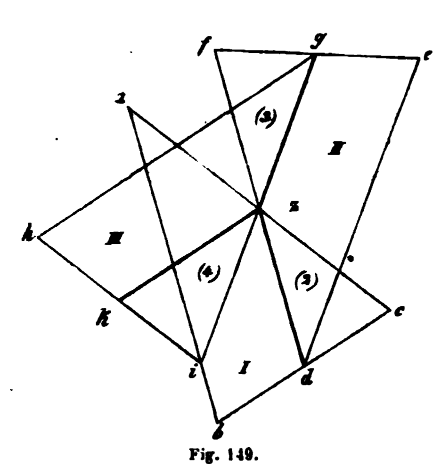


Fig. 149.

Fig. 149. Schema der Ortsveränderung und Formverschiebung einer Stammscheitelzelle deren Endfläche die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit einem Scheitelwinkel von 36° $\left(\frac{3/5 - 2/5}{2} = 1/10\ 360^0\right)$ hat, und welche durch jede Theilung eine Segmentzelle abscheidet, welche von der nächst zuvor gebildeten um $^2/_5$ des Stängelumfangs divergirt.

Die Zelle habe vor der ersten dieser Theilungen die durch die Punkte *a b c* bezeichnete Lage. Sie theile sich durch die Wand *zd* in die Segmentzelle (I) *abdz*, und in die nunmehrige Scheitelzelle (2) *zdc*. Diese verschiebe sich und wachse zur Lage und Grösse des Dreiecks *def* worauf die Theilung durch die Wand *zg* in die Segmentzelle (*II*) *degz* und die Scheitelzelle (3) *fzg* erfolge. Die Scheitelzelle (3) nehme Lage und Umfang des Dreiecks *ghi* an, und theile sich dann durch die Wand *zk* in die Scheitelzelle (4) *zki* und die Segmentzelle (III) *ghkz*. Und so fort. — Der bequemeren Uebersicht halber ist angenommen, dass die Ortsveränderung des Scheitelpunktes der Achse (S. 490) zwischen je zwei Theilungen der Scheitelzelle die ganze Höhe eines der Dreiecke (2) (3) (4) betrage. Diese Annahme ist willkürlich; die Construction lässt sich ebensogut ausführen, wenn man die Mittelpunkte der Dreiecke (2) (3) u. s. f. zusammen fallen lässt. Das Schema ist dann zwar naturähnlicher, aber minder übersichtlich.

---

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 640.

2) Ders., in Bot. Zeit. 1867, p. 52.

schnitt des Blatts erhält eine unsymmetrische Gestalt, die Stelle grösster Dicke des Blatts fällt nicht mit seiner Mittellinie zusammen [1]) (man sehe z. B. die Blätter 5, 6, 7, 8, 9 der Fig. 77, S. 456). Bei weiterer Entwickelung wird der Querschnitt des Blatts von symmetrischem Umriss (die Blätter 1—4 derselben Figur). Man wird schwerlich in der Annahme irren, dass mit der symmetrischen Gestaltung des Blattquerschnitts auch die Spannung der Gewebe in der Basis des jungen Blattes eintritt. Die auf dem Querschnitt symmetrisch gestalteten Blätter sind bei Polytrichum formosum gemeinhin das 7te und die folgenden, bei Catharinea undulata das 5te und die folgenden, vom jüngsten Segmente aus rückwärts gezählt, so dass — jene Annahme zugegeben — dort das 7te bis 9te jüngste Blatt, hier das 5te bis 7te jüngste Blatt durch die selbstständige Verbreiterung ihrer Basen bestimmend auf die Formen der jüngeren Theile des Stängelendes wirken würden.

Die von Nägeli neuerdings [2]) gegen meine Darlegung des Verhältnisses der Zellenfolge in Vegetationspunkten zu den Wachsthumsrichtungen derselben erhobenen Einwände gehen von Missverständnissen aus. Weit entfernt, in meiner ersten Veröffentlichung über diesen Gegenstand die beständige Uebereinstimmung der Endflächenwinkel der Stammscheitelzellen von Farrnkräutern mit dem Divergenzwinkel der Blätter zu behaupten, habe ich schon damals das (seltenere) Vorkommen abweichender Formen nachdrücklich hervorgehoben, durch Angabe von Maassen belegt, und betont, dass die so beschaffenen Scheitelzellen durch ungewöhnliche Grösse sich auszeichnen [3]). Diejenige meiner Figuren [4]), deren Winkelverhältnisse Nägeli mit den Angaben im Texte nicht in Uebereinstimmung findet, stellt gar nicht den Stammscheitel eines schief dreizeilig beblätterten Farrnkrauts dar, sondern einen von Polypodium Dryopteris, und im Texte ist das deutlich gesagt. Das Schema der Aufeinanderfolge der Segmentzellen, dessen Construction Nägeli für unmöglich erklärt, ist von der Natur in dem mikroskopischen Bilde eines Stängelscheitels eines Polytrichum oder einer Catharinea gegeben [5]). Wenn Nägeli statt meiner Bezeichnung des Vorgangs als einer Verschiebung der Stammscheitelzelle und ihrer nächsten Umgebung diejenige einer Torsion eines Achsenendes gebraucht, so giebt er für die nämliche Sache einen anderen Ausdruck; meines Erachtens aber durchaus keinen besseren. Eine Aenderung der Form (und damit der Richtung) eines während dieser Aenderung an Umfang zunehmenden Theils eines nach allen Dimensionen wachsenden Körpers vollzieht sich offenbar in Folge einer nach bestimmten Richtungen hin stattfindenden Bevorzugung der Zunahme der Ausdehnung, und nicht durch eine Drehung des Körpers um seine Achse.

§ 13.

Blatt-Entwickelung.

Jedes Blatt, welches über die Aussenfläche der es tragenden Achse seitlich (unterhalb der Spitze der Achse) neu hervortritt, nimmt bei seinem ersten Unterscheidbarwerden nur einen Theil des Umfangs der Achse ein. Nie umfasst ein einzelnes Blatt vom Augenblicke seiner Entstehung an den Stängel als geschlossener Ring, als Scheide. Wo ein solches Verhältniss eintritt (bei den Gräsern mit geschlossenen Scheiden, den meisten Arten der Gattung Allium, den Isoëten z. B.), da ist es späterer Entstehung; — da beruht es auf mehr oder weniger frühzei-

1) Lorentz, Studien, Lpz. 1868, p. 19. — 2) Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 4, p. 95. — 3) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 640. — 4) a. a. O. Taf. 9, Fig. 18. — 5) Vergl. die Abbild. auf S. 456, und N. J. C. Müller's Figur in Pringsh. Jahrb. 5, Taf. 25, Fig. 2.

tiger, aber immer nachträglicher Verbreiterung des Blattgrundes (auf einem Breitenwachsthum der Einfügungsstelle des Blatts in den Stängel), welches schneller vor sich geht, als die Dickenzunahme der betreffenden Stängelzone. — Mehrgliedrige Wirtel, deren Einzelblätter gleichzeitig sich entwickeln, erscheinen auf den frühesten Entwickelungsstufen als das Achsenende umgebende gleichhohe Ringwälle, dafern und solange das Breitenwachsthum der Basen der Einzelblätter das Längenwachsthum derselben weit übertrifft. So die zu vielzähnigen Scheiden verwachsenen Blattwirtel der Equiseten[1].

Die (meist breitgezogene) warzenförmige seitliche Hervorragung am Achsenende, als welche das junge Blatt sich zeigt, vergrössert sich nach den drei Dimensionen des Raumes; das junge Blatt wächst in die Länge, in die Breite und in die Dicke. Nach allen diesen Wachsthumsrichtungen vergrössert sich das junge Blatt zunächst rascher, als die Zone des Stängels, der es eingefügt ist, und als das Stängelende, welches das junge Blatt überragt. Das Blatt wächst rascher in die Länge als die Stängelspitze oberhalb seiner Insertion. Nach kurzer Frist überragt das Blatt diese. Die Basen der meisten jungen Blätter nehmen rascher an Breite zu, als die sie tragende Stängelzone an Umfang. Einige Zeit nach dem ersten Hervortreten eines jungen Blattes umfasst gemeinhin der Grund desselben einen grösseren Bruchtheil der Peripherie der Achse, als im Moment der ersten Erhebung über dieselbe. Das Dickenwachsthum des Blattgrundes ist meist so beträchtlich, dass es an seiner, der Stängelspitze abgewendeten Rückenfläche dem Achsenumfang neue Gewebschichten auflagert, und so den Stängel berindet.

Die Berindung des Stängels durch das Dickenwachsthum der Basen der jungen Blätter ist ein überaus weit verbreiteter Vorgang. Die Bekleidung der cylindrischen Zellen des Stammes von Batrachospermum[2], von Chara[3] mit einer aus einer einfachen Zellschicht gebildeten Rinde geht von den Basen der Blätter aus, und vollzieht sich in von hier aus absteigendem Fortschreiten. Sämmtliche peripherische Gewebsschichten der Stämme der Equiseten, Selaginellen, der meisten Phanerogamen entspringen aus dem Dickenwachsthum der unteren Seiten der Blattbasen, welches vor der ersten Streckung der Internodien eintretend bis zur oberen Gränze der Insertion je der nächstniederen Blätter und Seitenachsen den Stamm mit Manteln aus mehreren Zellschichten bekleidet[4]. Durch ein in der Mittelgegend besonders starkes — bei den meisten Laubmoosen durch ein allein hier auftretendes — Dickenwachsthum des Grundes der jungen Blätter wird die Aussenfläche des Stammes mit Protuberanzen von Form von (meist kurzen) Längsleisten besetzt, den Blattkissen z. B. bei Polytrichum, Casuarina, Pinus u. v. A.

Sehr allgemein überwiegt die Intensität des Längenwachsthums der Blätter diejenige jeder anderen Wachsthumsrichtung, die im jungen Blatte auftritt. Ziemlich jedes Blatt wächst am stärksten in einer Richtung, welche in einer durch die Stängelachse radial gelegten Ebene liegt. Ausnahmen von dieser Regel sind selten: als Beispiele seien die breitgezogenen, schuppenförmigen Blätter der Riccien und mehrerer Marchantieen, die tief zweilappigen Oberblätter der Scapanien, der Radula complanata und der Frullania dilatata, der Lycopodiaceen Psilotum und Tmesipteris genannt, bei welchen zweilappigen Blättern die Länge jedes, oder des grössten der beiden Lappen — eine Richtung die von der Längslinie (Mediane) des Blattes

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 90. — 2) Kützing, Phycol. generalis, Taf. 8.
3) A. Braun, Monatsb. Berl. Akad. 1852, 17. Mai; Pringsheim, in dessen Jahrb. 3, p. 296
4) Hofmeister, vergl. Unters. p. 90, 114.

divergirt — beträchtlicher ist, als die dieser Mediane. Bei den meisten Blättern überwiegt das Breitenwachsthum (die Zunahme der Dimension in einer, zur Stängelachse tangentalen, auf der zur Stängelachse radialen Blattmediane senkrechten Richtung) jede andere zur Mediane senkrechte Wachsthumsrichtung. Das Blatt wird zu einem platten Körper, der die eine seiner beiden breitesten, annähernd parallelen Flächen (die Vorderfläche) dem Stängelstücke oberhalb der Blattinsertion zuwendet. Diese vorwiegende Verbreiterung des Blattes tritt meistens schon in dessen frühester Jugend hervor: schon die nur wenig über das Achsenende protuberirende, warzenförmige Blattanlage ist von oben und unten her abgeplattet, von breitgezogen elliptischem Querschnitt [1]). Blätter von kreisförmigem oder isodiametrischem Querschnitte sind nicht häufig; vorwiegend kommen sie bei einfach gebauten Formen vor, wie Bryopsis, Characeen, Griffithia. Als Beispiele von Gefässpflanzen mit wenigstens im oberen Theile drehrunden, kegelförmigen Blättern seien die ersten Blätter keimender Pflanzen von Marsilea, die auf die Kotyledonen folgenden Blätter der meisten Nymphaeaceen, und sämmtliche Blätter von Pilularia globulifera, sowie die Laubblätter von Juncus effusus nebst den Verwandten [2]) genannt. Ein Dickenwachsthum vorwiegend in zur tragenden Achse radialer Richtung zeigen nur wenige Blattgebilde: am Auffälligsten die Blattstiele — welche an älteren Individuen meist der Blättchenbildung entbehren, die sogenannten Phyllodien — der neuholländischen Acacien. Dieses excessive Dickenwachsthum ist ein Vorgang welcher erst einige Zeit nach Anlegung des, als plattes Wärzchen erscheinenden Blattes eintritt (Fig. 150).

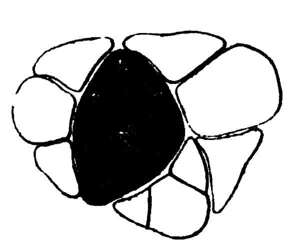


Fig. 150.

Bei den Blättern mit kreisrundem Querschnitt von Juncus, Pilularia nimmt die Intensität des Wachsthums in den zur Mediane senkrechten Richtungen von der Basis des Blattes nach der Spitze desselben hin stetig ab. Der gleiche Fall tritt ein bei platten Blättern, deren Umriss eine allmälige oder plötzliche Verringerung der Breite von der Basis nach der Spitze hin zeigt: Blättern von dreieckiger oder von bandförmiger, im grössten Theile ihrer Länge von nahezu parallelen Seitenrändern begränzter (linearer) Gestalt: Blätter der meisten Abietineen, Gräser, Lycopodien. Weit häufiger aber ist das Breitenwachsthum flacher Blätter oberhalb der Blattbasis gesteigert, um von da gegen die Spitze hin wieder abzunehmen. Ist der Contour eines so gebildeten Blattes nicht von tiefen Einbuchtun-

Fig. 150. Scheitel einer austreibenden kräftigen Knospe der Acacia longifolia, blos gelegt durch zwei Querschnitte, deren einer dicht über dem Achsenende, der andere oberhalb der Insertion des drittjüngsten Blattes geführt ist. In der Mitte der Figur sieht man die nackte Stangelspitze; darunter das jüngste Blatt; darüber das zweitjüngste, dessen beide Nebenblätter (Stipulae, siehe weiter unten) eben in Anlegung begriffen sind. Dann folgen, nach der Divergenz $^2/_5$, das dritt-, viert- und fünftjüngste Blatt, sämmtlich ebenso wie ihre Stipulae quer durchschnitten. Am ältesten Blatte ist das beträchtliche, zur Stängelachse radiale Wachsthum des Blattstiels schon sehr bemerklich.

1) Vergl. z. B. die Abbildungen S. 456.

2) Die sogen. sterilen Halme dieser Junci sind Blätter; sie bergen, nahe an der Basis des Kegels, eine Knospe: das Ende der Achse, von welcher sie getragen werden.

gen gelappt, so erscheint das Blatt von zwei, mit der Concavität einander zugekehrten Curven mässiger Krümmung begränzt; — eine Gestalt, welche die beschreibende Botanik lanzettförmig, lanceolat nennt. Ist die Verbreiterung dicht über der Blattbasis eine plötzliche; findet an den vorragenden Seitenflügeln des Blattgrundes dann noch ein Wachsthum parallel der Mediane des Blatts statt, so erscheint das Blatt an seinem Grunde tief eingebuchtet; eine Form die je nach Umfang und Gestalt (Stumpfheit oder Spitzheit) der Seitenlappen des Grundes geöhrelt, herzförmig, pfeilförmig genannt wird.

Es ist eine der gewöhnlichsten Erscheinungen, dass der basilare Theil des jungen Blattes nur wenig, der apicale dagegen sehr beträchtlich in die Breite sich entwickelt, wogegen im basilaren, schmal bleibenden Theile das Dickenwachsthum überwiegt. Das Blatt differenzirt sich durch verschiedenartiges Wachsthum in einen platten, breiten Endtheil, und in einen diesen tragenden schmalen, dem Stängel zunächst ansitzenden Theil: in Spreite (Lamina) und Stiel (Petiolus). Die Ebene, innerhalb deren die Lamina sich verbreitert, macht in manchen Fällen mit dem Stiele einen Winkel. Das Flächenwachsthum der Lamina kann dann über die Verbindungsstelle von Stiel und Spreite hinaus sich fortsetzen; am ausgebildeten Blatte ist der Stiel der Spreite auf deren Rückenfläche eingefügt (z. B. die schildförmigen Blätter u. A. die von Nelumbium, Tropaeolum majus; die auf dem Rücken angehefteten Antheren — die Anthere entspricht der Lamina eines vegetativen Blattes — vieler Phanerogamen); oder auf der Vorderfläche: Antheren von Lilium, die das Filament einschliessenden Antheren von Tulipa und Gagea. Blätter, denen die Differenzirung in Petiolus und Lamina abgeht, heissen sitzende Blätter (z. B. die der Laubmoose, der Lilien). Die Bezeichnungen der Umrissform gestielter Blätter, wie sie die beschreibende Botanik braucht, beziehen sich durchgehends nur auf die Spreite.

In vielen Blattgebilden treten örtliche Förderungen des Wachsthums in Richtungen ein, welche von der Mediane des Blattes divergiren; so dass das wachsende Blatt eine gelappte Gestalt, einen durch tiefe Einbuchtungen getheilten Umriss erhält. Die Laubblätter der Pflanzen grosser Formenkreise, wie unter anderen der Umbelliferen, Cupuliferen, Rosaceen, Leguminosen, Polygoneen, Ribesiaceen, Marattiaceen entwickeln aus der den Stängel zeitig weit umfassenden Basis seitliche Sprossungen, welche, zunächst rascher als der mediane Theil, als Stiel und Spreite des betreffenden Blattes wachsend, als schützende Umhüllung der jüngeren Theile der Knospen dienen: Nebenblätter oder Stipulae.

Die grosse Mehrzahl der mit Nebenblättern begabten Gewächse bildet deren an jedem Blatte ein Paar, rechts und links vom Grunde des künftigen Blattstiels je eines, aus der den Stängel mehr als zur Hälfte umwachsenden Basis des Blattes hervor. Die Stipulae erscheinen durchweges später als der mediane Theil des Blattes. Die Erhebung der breitgezogenen Blattanlage, aus welcher sie hervorsprossen, über die Fläche der Stängelknospe ist an den, zwischen Blattstiel und den ihm zugekehrten Rändern der Stipulae meist sehr gering, doch immerhin merklich. Im Moment der Anlegung des Nebenblattpaares steht der mediane Theil des Blattes stets genau zwischen den beiden Stipulen (Fig. 151, das zweit- und das drittinnerste Blatt); auch da wo weiterhin die Stipulen die abweichendsten Lagenverhältnisse und höchst ungleiche Verbreiterung (§ 23) zeigen, wie bei Begonia, Rumex, Ulmus (Fig. 152). Weiterhin aber wachsen die Stipulen rascher

in die Länge und Breite, als Stiel und Spreite. Sie umfassen dann entweder den zugehörigen medianen Blatttheil von dessen Rückenfläche her; das Blatt und alle jüngeren Gebilde der Knospe bedeckend (der gewöhnlichere Fall: vorkommend

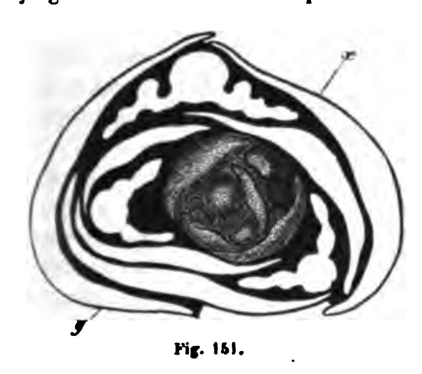


Fig. 151.


Fig. 152.

z. B. bei Castanea, Quercus, Fagus, Alnus, Ulmus, Ampelopsis, Vitis). Oder sie greifen mit ihren Seitenrändern vor die Vorderfläche des medianen Blatttheils über, so dass dieser nicht, wohl aber die nächstjüngeren Blätter, überhaupt der höhere Theil der Knospe, von den beiden Nebenblättern je eines Blattes zum Theil oder ganz umhüllt werden (so bei Celtis (Fig. 153), Platanus (Fig. 154). Bei den Polygoneen (bei Rumex, Rheum z. B.) verwachsen die beiden ebenso gestellten Stipulen jedes Blattes zu einer (bei Rheum vollständig geschlossenen, sackförmigen) Hülle, welche die jüngeren Theile der Knospe, auch den in der Achsel des betreffenden Blattes stehenden Seitentrieb vollständig einschliesst, und bei der Entfaltung der umhüllten Theile von diesen in Rissen zersprengt wird, welche der ursprünglichen Umgränzung des Stipulenpaares entsprechen: der sogenannten Ochrea. Bei den Marattien verbreitern die seitlichen Stipulen ihre Ränder hinter dem Rücken des medianen Blatttheils, und entwickeln zugleich vor dessen Vorderfläche eine platte Wucherung, welche den ganzen medianen Blatttheil von vorn her deckt. So wird jedes Blatt von dieser Wucherung und den Hinterrändern seiner Stipulen in eine mit engen Spalten nach aussen geöffnete Kammer eingeschlossen, während die Vorderränder derselben Stipulen alle jüngeren Theile der Stammknospe umhüllen [1]. Aehnlich gestellte stipulare Bildungen verwachsen bei den Ophioglosseen zu Hohlräumen, welche bis auf sehr

Fig. 151. Querdurchschnitt einer schief dreizeilig beblätterten Laubknospe der Alnus glauca; *xy* sind die Stipulen des ersten, an der dem Hauptast zugewendeten Seite der Knospenachse stehenden Blatts. Die drei jüngsten Blätter sind vom Schnitte nicht berührt und in unverletzter Scheitelansicht sichtbar. Das jüngste Blatt hat noch keine Nebenblätter entwickelt.

Fig. 152. Mittlerer Theil des Querdurchschnitts einer Laubknospe der Ulmus effusa. Das jüngste Blatt (*f1*) steht noch in der Mitte seiner beiden, bereits von einander in der Gestalt sehr abweichenden Stipulen (*s1*, *st1*). Das zweitjüngste Blatt (*f2*) ist von seiner unteren Stipula (*st2*) von hinten her bereits umfasst; ebenso alle folgenden Blätter.

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 655, Taf. 11, Fig. 1, 2, 4—12.



Fig. 153. Querdurchschnitt einer Winterknospe der Celtis australis. Die Blätter des Mitteltriebs und die des unteren Seitentriebs sind gezeichnet; von dem oberen Seitentrieb ist nur der Contour angegeben. Die äusseren Blätter (Knospenschuppen) sind nicht in mediane Theile und Nebenblätter differenzirt. Diese Sonderung beginnt erst mit dem 9ten Blatte der mittleren, mit dem 7ten der Seitenknospe. Die medianen Theile und die Stipulae jedes Blattes sind mit den nämlichen Ziffern bezeichnet. An den Stipulen der innersten Blätter ist die Bezifferung unterblieben. Das 9te Blatt der Seitenknospe hat noch keine Nebenblätter.

kleine Löcher geschlossen sind, und deren Wände von den wachsenden eingeschlossenen Blättern durchbrochen werden [1].

In grösserer, als Zweizahl, werden Stipulen an den paarig opponirten Blättern der Stellaten (Rubia, Galium, Asperula u. s. w.), und den einzeln stehenden Blättern einiger neuholländischen Acacien, der Ac. verticillata Willd. z. B. gebildet. Diese Stipulen entwickeln sich in einer mit dem medianen Theile des Blattes so sehr übereinstimmenden Weise, dass ihr Auftreten den Blattpaaren jener, den Einzelblättern dieser das Aussehen von vielgliedrigen Blattwirteln verleiht. Das Vorkommen von lateralen Zweigen lediglich über der Mitte des medianen Blatttheils giebt hier einen Fingerzeig auf das wahre Sachverhältniss [2]. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die Stipulen später auftreten, als die medianen Theile der betreffenden Blätter, und in einer Reihenfolge erscheinen und sich ausbilden, welche von den Seitenrändern des medianen Theils aus beiderseits um den Umfang des Stangels fortschreitet.



Fig. 154.



Fig. 155.

Sind basilare Sprossungen breitgezogener Blätter nicht von dem medianen Theile deutlich abgesetzt, erscheinen sie als der ganzen Länge nach angewachsene Verbreiterungen desselben, so heissen sie Scheiden, Vaginae.

Die Blatthäutchen oder Ligulae der Gräser, der Selaginellen und die Spreublättchen der Isoeten rechne ich, ihres späten Auftretens, ihrer Kurzlebigkeit und (was die Spreublättchen der Isoeten betrifft) ihrer Analogie mit den Spreublättchen der Farrn wegen zu den Haargebilden; vergl. § 15.

In dem medianen Theile vieler nebenblättertragender Blattgebilde, sowie in vielen nebenblattlosen Blättern treten Sprossungen auf, welche dem Umriss des Blattes eine gelappte, tief eingebuchtete Gestalt verleihen. Sind derartige Sprossungen nur an der Spreite eines Blattes vorhanden, und nicht in einen stielförmigen basilaren Theil und eine Lamina differenzirt, so heissen solche Blätter spaltige oder gelappte oder getheilte; im anderen Falle zusammengesetzte. Die Sprossungen fast aller getheilten und zusammengesetzten Blätter liegen sämmtlich in der Ebene der Lamina; nur der Rand der Blattspreite der meisten getheilten erscheint eingebuchtet; die grosse Mehrzahl zusammengesetzter

Fig. 154. Mittlere Region einer quer durchschnittenen Laubknospe von Platanus occidentalis. Das jüngste Blatt (unbeziffert) hat noch keine Nebenblätter.

Fig. 155. Ende einer Knospenachse der Acacia verticillata W., von der Seite gesehen. Links am Rande der Figur steht der mediane Theil des zweitjüngsten Blattes. Die von ihm aus nach rechts, etwas absteigend, sich ziehende Reihe von Höckern sind die Anlagen von Stipulen. Der mediane Theil des nachstböheren Blattes steht um $^2/_5$ des Stängelumfangs nach rechts von jenem entfernt; es ist der grösste der Höcker der oberen Querreihe. Die kleineren daneben sind Anlagen von Stipulen.

---

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 661, 668; Taf. 11, Fig. 16—18; Taf. 12, Fig. 16, 17. — 2) A. Braun, in N. A. A. C. L. 15, p. 351.

Blätter hat sämmtliche seitliche aus Stiel und Spreite bestehende Sprossungen (Seitenblättchen) in einer und derselben Ebene liegen; und in der nämlichen Ebene liegt auch die terminale Spreite (das Endblättchen) des zusammengesetzten Blattes, dafern dessen medianer schmaler Theil (Hauptstiel des Blatts, gemeinsamer Blattstiel) eine solche trägt. Doch gelten diese Sätze nicht ausnahmslos. Die Blätter der Aralia spinosa L., und der A. japonica Thunb. entwickeln aus dem gemeinsamen Blattstiele auch Sprossungen, welche von der Ebene des Endblättchens schräg aufwärts divergiren [1]). Die Perigonialblätter vieler Amaryllideen (Narcissus, Pancratium z. B.) entwickeln aus der Vorderfläche Sprossungen von blattartiger Textur und oft sehr beträchtlichen Dimensionen die sogenannten Nebenkronen. Viele Avenaceen bilden pfriemenförmig sich entwickelnde und gedrehte Sprossungen (Grannen) aus der Rückenfläche der Paleae, der in ihren Achseln Blüthen bergenden Spelzen. Die Staubblätter der Asclepiadeen tragen Sprossungen der Rückenflächen, welche die sogenannte Corona bilden. Die zusammengesetzten Staubblätter der Hypericineen, die von Sparmannia, der Hibbertien, der Mesembryanthemen, der Cajophora lateritia entwickeln nicht nur aus den Rändern, sondern auch aus den Rückenflächen (die von Myrtus, Callistemon aus den Vorderflächen) der Blätter seitliche Sprossungen, Blättchen die einzelnen Staubgefässe [2]).

Die Formen ausgebildeter getheilter und zusammengesetzter Blätter bezeichnet die beschreibende Botanik durch Vergleichungen mit bekannten Objecten. Ein getheiltes Blatt mit zwei oder drei tiefen Einbuchtungen des Randes heisst zwei- oder dreilappig; eines mit zahlreicheren solchen Einbuchtungen, die von der Endigung des Blattstiels aus strahlend gerichtet sind, heisst handförmig getheilt oder fingerspaltig; eines, dessen Lappen in erheblich weiten, auf der Längslinie des Blatts bemessenen Distanzen von der Spreite desselben seitlich abgehen, heisst fiederspaltig; abwechselnd fiederspaltig, wenn je ein Lappen des einen Randes der Lücke zwischen zwei Lappen des anderen Randes gegenübersteht; gegenüberstehend fiederspaltig, wenn je zwei Lappen der Ränder einander opponirt sind. Wiederholt sich an den seitlichen Lappen des Blattes die fiederspaltige Einbuchtung, so heisst das Blatt doppelt fiederspaltig. Ein zusammengesetztes Blatt, dessen Blättchen den Lappen eines fingerspaltigen Blatts entsprechend stehen, heisst gefingert; ein solches, dessen Blättchen den Abschnitten eines fiederspaltigen Blatts analog geordnet sind, gefiedert; unpaarig gefiedert, wenn ein Endblättchen vorhanden ist, im Gegenfalle paarig gefiedert. Gefingerte wie gefiederte Blätter können doppelt, dreifach und mehrfach zusammengesetzt sein.

Einbuchtungen eines Blattrandes, welche nicht die Mitte des Raumes zwischen Rand und Mittellinie des Blattes erreichen, nennt die beschreibende Botanik (je nachdem sie spitz oder gerundet enden) Zähne oder Kerben. Blätter, die nicht tief gelappt oder getheilt sind, heissen ungetheilte, auch wenn der Rand gezähnt oder gekerbt ist. Blätter ohne Zähne und Kerben des Randes heissen ganzrandige. Der Unterschied eines gezähnelten oder gekerbten Blattes von einem getheilten ist nur ein quantitativer.

1) Nägeli, in Nägeli und Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 89.
2) Payer, Organogénie, Taf. 1, 5, 51, 84; u. Taf. 98.

Nicht wenige Pflanzen bringen an den nämlichen Zweigen ungetheilte, gezähnte oder gekerbte, und fiederspaltige, selbst gefiederte Blätter hervor: so Bryophyllum calycinum. Gleditschia carolinensis Lam. zeigt in demselben doppelt gefiederten Blatte nicht selten mit gefiederten Seitentheilen des Blatts gleichzeitig einfache, ungetheilte Seitenblättchen. Bei der Sapindacee Irina glabra ist nicht selten die eine Längshälfte einer Blattspreite ungetheilt und ganzrandig, die andere zeigt fiederspaltige, und selbst doppeltgefiederte Zertheilung [1]. Viele Pflanzen, deren Blätter oder Blättchen gemeinhin ungetheilt oder wenig getheilt sind, entwickeln bisweilen einzelne Zweige, oder liefern bei der Aussaat Individuen mit fein zerschlitzten Blättern; — Spielarten, die oft sehr constant bleiben. Der erstere Fall ist häufig bei Carpinus Betulus, bei Fagus sylvatica, der zweite, bei Vitis vinifera, Sambucus nigra. Fagus sylvatica bringt schier an jedem Baume unter vielen ganzrandigen auch einzelne gezähnte Blätter hervor. Umgekehrt bilden Pflanzen, deren Blätter gemeinhin getheilt oder zusammengesetzt sind, bisweilen ungetheilte Blätter aus. Die mannichfachsten Uebergangsformen bietet jedes Exemplar der Broussonetia papyrifera. Von Quercus Robur sessiliflora existirt eine Form mit ganz schwach eingebuchtetem Blattrande [2]. In der weit überwiegenden Mehrzahl derartiger Fälle entspricht der Gesammtumriss und die mittlere Grösse der getheilten oder zusammengesetzten Blätter denen der ungetheilten; die Theilung ist also in örtlicher Hemmung, die Ungetheiltheit in mehr gleichmässiger Förderung des Flächenwachsthums begründet. Nur Gleditschia, und noch mehr Irina macht durch Steigerung des Längenwachsthums der gefiederten Sprossungen der Blattspreite eine auffällige Ausnahme.

Die Sprossungen der getheilten und zusammengesetzten Blätter treten sehr allgemein weit rückwärts von der Blattspitze über den Umriss des Blatts hervor, und stellen sich somit als streng seitliche Bildungen dar. Eine Ausnahme hiervon machen nur die Farrnkräuter mit getheilten oder zusammengesetzten Blättern. Die Steigerung des Wachsthums in von der Blattmediane divergirender Richtung, durch welche ein Seitenlappen oder ein Seitenblättchen angelegt wird, tritt hier in so unmittelbarer Nähe des Scheitelpunkts des Blatts (oder bei doppelt zusammengesetzten Blättern des Blättchens) ein, dass dieser Scheitel etwas zur Seite geschoben wird, und die Anlegung der Seitenlappen oder Seitenblättchen den Eindruck einer oft sich wiederholenden Gabeltheilung des Blattendes macht, bei deren Wiederholung wechselnd die nach rechts und die nach links gerichtete Sprossung in der Weiterentwickelung hinter der anderen zurück bleibt.

Kein Blattgebilde wächst nach dem Hervortreten über die Stängelfläche nach allen Dimensionen gleichmässig. Die Form keines ausgebildeten Blattes ist übereinstimmend mit derjenigen der jungen Blattanlage. Auch bei allen sitzenden Blättern ist das Längenwachsthum stärker als das Breitenwachsthum; das fertige Blatt von länglicherem Umriss, als das junge. Bei allen gestielten Blättern überwiegt das Breitenwachsthum der Spreite dasjenige des Stiels, und noch ungleicher ist das Wachsthum differenter Randstellen der jungen Anlagen getheilter oder zusammengesetzter Blätter.

Mit dieser Ungleichheit der Intensität des Wachsthums bestimmter Blattstel-

1) A. Braun, Verhandl. 35. Königsb. Naturforscherversammlung, Taf. 3.
2) Viele andere Beispiele bei A. Braun, a. a. O., p. 3 ff. des Textes.

len sind beinahe durchgehends Aenderungen des Orts der in stärkstem Wachsthum und Zellvermehrung begriffenen Region oder Regionen des wachsenden Blattes, sind Wanderungen seiner Vegetationspunkte verbunden. In den meisten Blattgebilden treten zu dem primären, nothwendig apicalen Vegetationspunkte secundäre und tertiäre Vegetationspunkte hinzu, und es bleiben diese secundären und tertiären Vegetationspunkte in allen Blättern, welche deren überhaupt erhalten, länger thätig, als der primäre. »Die Anlage der Theile, welche die Mittel»linie des Blattes zusammensetzen, erfolgt von unten nach oben, so dass also der »Scheidentheil immer zuerst angelegt wird. Das Scheitelwachsthum dauert oft »lange Zeit fort, oft hört es sehr früh auf. Die intercalare Zellbildung ist entweder »unten zuerst oder unten zuletzt beendet, oder sie hört in der ganzen Länge »ziemlich gleichzeitig auf, oder sie dauert zuletzt am Grunde noch fort. Aehnlich »verhält es sich mit der Zellenausdehnung. . . . Dies ist die allgemeine Regel für »das Längenwachsthum des medianen Theils des Blattes. Besteht dieser Theil »aus unterscheidbaren Stücken (Gliedern), so kann in jedem derselben die inter»calare Zelltheilung und die Zellenausdehnung gleichzeitig sein, oder nach einer »Richtung hin fortschreiten. Die Anlage der seitlichen Theile (Lappen, Blättchen, »Fiedern) geht von unten nach oben, oder umgekehrt, oder sie erfolgt (annähernd) »gleichzeitig. Das Breitenwachsthum des Blattes, sowie das Längenwachsthum »der Seitentheile, ist den gleichen Modificationen unterworfen, wie das Längen»wachsthum des medianen Theils [1]«.

Die Beobachtung zeigt allerwärts, bei Untersuchung der einfachsten, wie der complicirtesten Fälle, dass das Hervortreten der Blätter ebenso, wie dasjenige der aus dem Vegetationspunkte von Hauptachsen sich abzweigenden Seitenachsen, auf einer Zunahme und Ausdehnung der Substanz der äussersten, oberflächlichen Schicht des tragenden Stängels beruht. Die Aussenwand der einzigen Stammzelle stülpt sich nach aussen, wenn bei Bryopsis ein Blatt angelegt wird, sie nimmt an Flächenausdehnung zu, ohne an Dicke erheblich abzunehmen [2], eine Ausstülpung, die von einer Zunahme der Mächtigkeit der äussersten farblosen Schichten des protoplasmatischen Wandbelegs, nicht der chlorophyllführenden inneren zunächst begleitet wird. Bei Bildung der Blätter der Charen und vieler Muscineen wölbt sich die Aussenwand einer Zelle der Aussenfläche des Achsenendes nach Aussen; die Zellenmembranen des Inneren des Stammendes folgen nicht diesem Spitzenwachsthum [3]. Und wo, wie bei der grossen Mehrzahl der Gefässpflanzen, die Aussenwände einer ganzen Gruppe von Zellen der Peripherie des Achsenvegetationspunktes sich nach aussen wölben, wenn die sanfte seitliche Hervorragung sich bildet, als welche die erste Anlage des Blattes auftritt, da beschränkt sich dieses Membranenwachsthum ebenfalls auf Zellenwände der Aussenfläche; Zellen des Stängelinneren betheiligen sich nicht an demselben [4]. Es

1) Nägeli, in Nägeli u. Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 89.

2) Nägeli, Algensysteme, Taf. 1, Fig. 38. Der Unterschied der Membrandicke an Stamm und Blättern ist in dieser Figur allzugross dargestellt.

3) Vergleiche die Abbildungen S. 490, 492.

4) Es war nicht überflüssig, diese Thatsachen hervorzuheben, gegenüber der von Schleiden ausgesprochenen und einst von Vielen getheilten Ansicht, das Blatt werde, durch die Thätigkeit eines im Stängel belegenen Heerdes der Zellenvermehrung, aus der Achse hervorgeschoben.

erfolgt das Wachsthum aller ganz jugendlichen Blätter an deren Spitze und Umfang; an der Spitze — dem der Stängelachse fernsten Orte der Protuberanz der Stängelseitenfläche — am intensivsten. Der Vegetationspunkt aller jugendlichsten Blattgebilde hat eine apicale Lage [1]).

Der apicale, primäre Vegetationspunkt des Blattes bleibt bei den Blattgebilden mancher Gewächse thätig bis zur Vollendung des Längenwachsthums, bei mehrzelligen Blättern bis zur Erreichung der Vollzahl der Zellen derselben. So bei den Blättern (Zellhautausstülpungen) von Caulerpa und Bryopsis [2]), den pfriemenförmigen Blättern von Pilularia, den lanzettförmigen von Scolopendrium officinarum, den vielgetheilten der meisten Farrnkräuter. Weit häufiger aber ist bei mehr- und vielzelligen Blattgebilden die Erscheinung, dass Wachsthum und Vermehrung der Zellen an der Spitze des Blattes früher enden, als in anderen Theilen desselben; dass die Zellen des apicalen Vegetationspunkts durch letzte Streckung in Dauergewebe übergehen, während an anderen Stellen des Blatts noch von Zellvermehrung gefolgtes Wachsthum der Zellen statt findet; während andere Gewebmassen des Blatts zu secundären oder tertiären Vegetationspunkten werden. Den einfachsten derartigen Fall bietet die Entwickelung der Blätter der Sphagnum-Arten. Die Anfangszelle des Blatts, welche als flache Hervorragung $^{1}/_{8}$ bis $^{2}/_{5}$ des Stängelendes umfasst, theilt sich durch eine auf der Blattfläche senkrechte, seitwärts geneigte Wand in eine apicale und eine tiefere Zelle. In der apicalen Zelle erfolgt darauf die Theilung durch eine entgegengesetzt geneigte Wand. Die jetzt dreiseitige Scheitelzelle des jungen Blatts theilt sich fort und fort durch wechselnd nach rechts und nach links geneigte Wände; die von ihr abgeschiedenen Segmentzellen durch den Chorden der freien Seitenränder des Blattes parallele Wände — Theilungen die in den jeweiligen Randzellen sich wiederholen — bis die Vollzahl der Zellen des Blattrandes erreicht ist. Dann erfolgt die letzte Streckung der zur Dauerzelle werdenden apicalen Zelle des Blatts, und in nach abwärts fortschreitender Folge die der Randzellen. Dieser Vorgang wird begleitet durch eine letzte Vermehrung der etwas stärker, als die sich streckenden Randzellen, wachsenden inneren Zellen des bleibend aus einer einzigen Zellschicht bestehenden Blattes. Jede dieser, im Allgemeinen quadratischen Zellen theilt sich durch eine, der einen Seitenfläche parallele Längswand in zwei ungleich grosse Zellen. In der grösseren beider erfolgt darauf die Theilung in eine grössere Tochterzelle mit quadratischer und eine kleinere mit parallelogrammatischer Grundfläche, durch Bildung einer, den kürzeren Seitenflächen der Zelle parallelen, zur zuvor gebildeten rechtwinkligen Scheidewand. Diese Theilungen schreiten von der Spitze des Blatts nach dessen Basis hin allmälig vor. Durch sie wird das Blattinnere umgebildet zu einem Netzwerk länglicher Zellen, welche zu je vieren quadratische Zellen umschliessen. Die letzte Streckung aller dieser Zellen, an der Blattspitze anhebend und von da abwärts fortschreitend, ist in longitudinaler Richtung am stärksten; und begleitet von Quertheilungen der schmäleren Zellen. Diese allein bewahren den Chlorophyllgehalt. Die ihre Aussenflächen zu langgezogenen Rhomboïden dehnenden breiteren Zellen verlieren diesen, wölben ihre Wände über die Blattfläche und werden zu den Spiralfaser-

1) Nägeli, Zeitschrift, 3 u. 4, p. 162, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 88.
2) Nägeli, Zeitschr. 1, p. 152; — Algensysteme, p. 171.

zellen mit flachen, endlich durchbohrten Tüpfeln, welche im entwickelten Blatte nur noch Luft führen. Das gesteigerte Flächenwachsthum der Blattmitte verleiht dem ganzen Blatte die nachenförmige Gestalt [1]).

Die Entwickelung der Blätter anderer Laubmoose stimmt nur in den ersten Phasen mit derjenigen der Sphagnumblätter völlig überein. Bei Mnium undulatum wird, nach Anlegung des Blatts unter wiederholter Theilung der Scheitelzelle und der Randzellen, in der Art derer von Sphagnum, während beginnender Streckung der Zellen der Blattspitze, eine Zellvermehrung in den Zellen der Blattbasis bemerklich, die von da nach der Spitze fortschreitet, und welcher in gleicher Richtung vorrückend, Streckung der getheilten Zellen folgt [2]). Bei den Arten der Gattungen Polytrichum, Catharinea und besonders deutlich bei denen von Fissidens beginnt dagegen, nachdem das junge Blatt durch wiederholte Theilung von Scheitel- und Randzellen eine bestimmte Zahl von Zellen erlangt hat, in den Zellen unterhalb der Spitze eine letzte Theilung durch auf die Blattfläche senkrechte, den Seitenflächen der Zellen parallele, zu einander rechtwinklige Wände, die nach abwärts mit gesteigerter Intensität fortschreitet. Die Zellen des Blattscheitels sind von dieser Vermehrung ausgeschlossen. Sie beginnen mit Eintritt derselben die letzte Streckung. Diese Streckung rückt von der Spitze nach abwärts vor. Dicht über der Blattbasis dauert das Längenwachsthum eines Querstreifens des Blattes und die Theilung der Zellen desselben durch zur Blattmediane und Blattfläche senkrechte Wände lange an; dieses Gewebe wird zu einem intercalaren, tertiären Vegetationspunkte, aus dessen Thätigkeit der grösste Theil des Blattes hervorgeht [3]). Bei Eintritt dieses intercalaren Wachsthums hat das Dickenwachsthum der Blattmitten bereits begonnen; die Quertheilungen der Zellen finden in der Anlage der künftigen (bei Polytrichum sehr breiten) Blattrippen ebenso statt, wie in den daneben liegenden Theilen der eine einfache Zellschicht bildenden Blattfläche; in jenen indess minder oft als in diesen [4]).

Die Entwickelung der Blätter der Gräser, der Carices und der Irideen verhält sich derjenigen dieser letzteren Moose ganz ähnlich. Nach Aufhören der Thätigkeit des primären, apicalen Vegetationspunktes bleibt ein tertiärer, basilarer Vegetationspunkt lange Zeit thätig; er bildet den grössten Theil der Lamina des Blattes und ganz und gar die stängelumfassende, oft sehr lange, Scheide, als welche die Blattbasis sich darstellt. Bei von Grisebach angestellten Messungen fand sich, dass ein makroskopisch unmessbar kurzes, unter dem untersten Theilstrich einer aufgetragenen Skala befindliches Stück einer 18‴ langen Blattscheide von Phalaris canariensis binnen 4 Tagen auf 20‴ sich verlängerte, während das 18‴ lange obere Stück stationär blieb; dass bei einer 11‴ langen Blattscheide von Hordeum hexastichon die Verlängerung jenes basilaren Stückes binnen dreien Tagen 70‴ betrug [5]). Blätter, die sich in Petiolus und Lamina differenziren, bilden fast allgemein die Spreite früher aus, als den Blattstiel: der oder die Vegetationspunkte, welche die Gewebe der Lamina anlegen, endigen ihre Thätigkeit.

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 61; — Nägeli, in Nägeli u. Cramer, pflanzenphysiol. Unters. I, p. 76. — 2) Nägeli a. a. O. p. 84.

3) Hofmeister, vergl. Unters. p. 64; Lorentz, Moosstudien, Lpz. 1868, p. 10.

4) Die Einzelheiten des Vorgangs gehören in die Betrachtung der anatomischen Verhältnisse, und werden dort ihres Orts besprochen werden.

5) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 1844, 1, p. 154.

bevor im Petiolus das von Zellvermehrung begleitete Wachsthum aufhört. Die einzige bekannte Ausnahme von dieser Regel bilden die Farrne. Die gestielten Blätter aller anderen Gefässpflanzen beenden das Längenwachsthum der Stiele erst lange nach Ausbildung der Spreite. Die Zellvermehrung, welche den Beginn dieser letzten Verlängerung des Blattstiels begleitet, ist in der ganzen Länge des Petiolus gleichmässig bei den meisten Staubblättern (deren Filamente den Stielen vegetativer Blätter entsprechen) und Laubblättern. Manche Blattstiele besitzen einen apicalen, dicht unter der Einfügung der Lamina in den Petiolus belegenen Vegetationspunkt; so Umbelliferen, manche Papilionaceen, Mimoseen [1]). Bei anderen Blattstielen aber hat der lange thätige, intercalare Vegetationspunkt eine basilare Lage; die in andauerndem Wachsthum und andauernder Vermehrung begriffenen Zellen bilden eine durch zwei zur Längslinie des Blattstiels senkrechte Ebenen begränzte Gewebscheibe dicht über der Einfügungsstelle des Blatts in den Stängel, bei Nebenblätter tragenden Blättern dicht über dem Ursprunge der Stipulen. Beispiele: Tropaeolum, Cytisus [2]). — Die Stielchen der Blättchen zusammengesetzter Blätter verhalten sich bei ihrem letzten Längenwachsthum ebenfalls in dreierlei verschiedener Weise.

Die zusammengesetzten Blätter der Umbelliferen bilden eine Gewebeplatte dicht unter der oberen Gränze der basilaren Vagina zu einem intercalaren Vegetationspunkte aus; eine zweite im gemeinsamen Blattstiele unter der Einfügung des untersten Paares vom Seitenblättchen; eine dritte unter der Einfügung des nächsten Seitenblättchenpaares, und so fort. An den seitlichen Abschnitten doppelt und dreifach zusammengesetzter Umbelliferenblätter wiederholen sich die nämlichen Verhältnisse. Ein dünner Mediandurchschnitt des Stiels eines, 8 Mill. langen Blattes von Foeniculum officinale lässt die im Zustande tertiärer Vegetationspunkte befindlichen Gewebeplatten durch die relative Kleinheit der sichtlich in Bildung von Querscheidewanden befindlichen Zellen hervortreten.

Die Lage der Vegetationspunkte der vom Stiele differenzirten Blattspreiten kann an allen denen, welche Serraturen oder tiefere Einbuchtungen des Randes haben, mit Leichtigkeit aus der Entstehungsfolge der Einbuchtungen erschlossen werden. Wo solche Einbuchtungen fehlen, da lässt sich der, an der einen Extremität eintretende, von da fortrückende Uebergang des Meristems in Dauergewebe verfolgen. In allen beobachteten Fällen, die Farrnkräuter ausgenommen, ist die Reihenfolge dieser Vorgänge eine von der Spitze der Lamina nach deren Basis hin absteigende. Beispiele: Tilia, Ficus, Liriodendron, Acer, Umbilicus, Podophyllum, Tropaeolum [3]).

Bei vielen zusammengesetzten Blättern bleibt der primäre Vegetationspunkt lange thätig; das Blatt wächst apical; an der jeweiligen Spitze wachsen und vermehren sich die Zellen vorzugsweise; an der Spitze, in aufsteigender, axifugaler Folge treten die seitlichen Sprossungen über den Umriss des Blattes hervor. So bei den Leguminosen, Umbelliferen, Araliaceen. Erst nach Anlegung aller Abschnitte, aller Blättchen der Pflanzen dieser Formenkreise tritt intercalares Wachsthum der Blattstiele und Blättchenstielchen, der Basis der Spreiten der Blättchen ein. Der Uebergang des jugendlichen Gewebes der Blättchen in Dauergewebe geschieht aber auch hier in absteigender, axipetaler Folge. Anders

1) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 1846, 1, p. 11. — 2) Ebend. 1844, p. 151.

3) v. Mercklin, Entw. der Blattgestalten, Jena 1846, Taf. 1, Fig. 22—26. — Trécul in Ann. sc. nat. 3e S. 20, Taf. 21—23.

verhalten sich die zusammengesetzten Blätter von Rosa, Sanguisorba, Potentilla, Cephalaria, Scabiosa, Helleborus u. v. A. Die Succession des Erscheinens der seitlichen Abschnitte ist axipetal; an doppelt zusammengesetzten, z. B. Paeonia Moutan, werden zunächst die Hauptabschnitte des Blatts in absteigender Folge angelegt, und an diesen die weiteren Abschnitte ebenfalls in absteigender Folge. — Diese Differenzen der Weise der Blattentwickelung fallen nicht durchgehends zusammen mit der Uebereinstimmung oder der Verschiedenheit der Fortpflanzungsorgane, welche zur Umgränzung der Gattungen benutzt werden. Spiraea sorbifolia z. B. entwickelt ihre Seitenblättchen in axifugaler, Spiraea lobata in axipetaler Folge[1].

Die tiefen Einbuchtungen und Einschnitte des Umrisses der zusammengesetzten Blätter der Palmen bilden sich dadurch, dass bestimmte Streifen einer zusammenhängenden Blattspreite während der späteren Zeit des Wachsthums des Blattes absterben, und — in der Flächenausdehnung zurückbleibend — von den lebendig bleibenden Theilen des Blattes abreissen, so dass dieses eine gelappte oder getheilte Gestalt erhält. Die Streifen der Lamina, welche aus dem lebendigen Zusammenhange sich lösen, sind bei manchen Palmen von ansehnlicher Breite und Dicke; sie enthalten, ausser chlorophyllführendem Parenchym, nicht selten auch Gefässbündel; einer der Streifen zeigt deren öfters auf dem Querschnitt mehrere. — Die Löcher der Blattspreiten mancher Aroïdeen (z. B. Philodendron pertusum, Monstera deliciosa) und einiger Najadeen (Ouvirandra fenestralis) werden ebenfalls durch Absterben und Abstossung des Gewebes bestimmt umschriebener Stellen des Blatts gebildet.

Das Blatt jeder Palme ist während seiner Entwickelung von der scheidigen Basis des Stieles des nächst älteren Blattes dicht umschlossen. In dem kegelförmigen Hohlraume ist die Lamina eng eingepresst. Bei den Palmen mit gefiedertem Blatte (bei Phoenix dactylifera z. B.) ist jede Längshälfte der Lamina in viele, zur Mittellinie des Blatts nahezu rechtwinklige Falten gelegt. Bei den Fächerpalmen (bei Chamaerops humilis z. B.) knickt sich die Blattspreite in so viele Längsfalten ein, als fingerförmige Abschnitte des Blattes gebildet werden sollen. Bei den Palmen mit doppeltgefiederten Blättern (bei Caryota urens z. B.) findet die Lamina weder in longitudinaler noch in transversaler Richtung den für ihr intensives Flächenwachsthum nöthigen Raum innerhalb der sie umschliessenden spitz kegelförmigen Höhlung. Sie faltet ihre Seitenhälften wiederholt in zur Längslinie des Blatts spitzwinkligen Richtungen. Ein Querdurchschnitt der noch sehr jungen Blattspreite zeigt fünf solche, nach der Vorderfläche des Blatts geöffnete Faltungen. Die der Achsenspitze abgewendeten Einknickungsstellen der Faltungen wachsen besonders in die Dicke, bilden die Längsrippe und die Seitenrippen des Blatts. Weiterhin wachsen die freien Seitenränder des Blatts ebenso wie die bereits gefalteten Flächen, noch fort und fort in die Breite. Da der Raum zur planen Entfaltung mangelt, knicken sich die Blattflächen mehr und mehr ein; endlich zeigt der Querschnitt ein vielfach gebogenes System von Faltungen, die alle auf einer der Rippen (der Hauptrippe, oder einer der Seitenrippen erster oder zweiter Ordnung) spitzwinklig sind. Die ganze Blattfläche hängt jetzt noch zusammen. Wurde man einen Querschnitt auseinanderziehen, so würde man ein (an den Durchschnitten der Rippen stark verbreitertes, an den anderen Knickungsstellen sehr verschmälertes) ununterbrochenes Band von 4 bis 5 CM. Länge erhalten. Erst gegen die Zeit hin, wo das noch in der Scheide des nächstälteren Blattes eingeschlossene junge Blatt zu ergrünen beginnt, hebt das Absterben von Schrägstreifen an, welche — den Knickungsstellen parallel und einseitig von einer Knickungsstelle begränzt — zu der Haupt- oder einer der Nebenrippen spitzwinklig (soweit die Stiele der

1) Trécul, in Ann. sc. nat. 3e S. 20, Taf. 20, Fig. 18, Taf. 25, Fig. 159; Wretschko in Sitzungsber. d. Wiener Ac. Math. nat. Kl. L., d. 6. October 1864.

Einzelblättchen von der zusammenhängenden Blattfläche sich lösen, den Seitengränzen der Rippen parallel) verlaufen. Der Vorgang beginnt an der, zuerst in definitive Streckung eintretenden Spitze des Blatts, und schreitet allmälig gegen die noch wachsende Basis hin vor. Die absterbenden Stellen zeichnen sich auf dem Querschnitte durch bräunliche Färbung von den weisslichgrünen lebendig gebliebenen aus. Namentlich die Streifen der Lamina, welche zwischen den zu Stielen sich umbildenden unteren Theilen der stärkeren Rippen absterben, enthalten Gefässbündel in Ein- bis Zweizahl[1].

Bei Ouvirandra fenestralis stirbt erst nach begonnener Entfaltung des Blatts die mittlere Partie des chorophyllhaltigen Parenchyms ab, welches in den Maschen der rechtwinklig sich kreuzenden Gefässbündel des Blatts eingeschlossen ist. Jede solche Masche erhält ein grosses, im Allgemeinen quadratisches Loch. — Bei den Aroïdeen mit durchlöcherten Blättern sind die Stellen der Löcherbildung minder fest bestimmt. Blätter ganz ohne Löcher kommen nicht selten vor. Zwischen den Löchern und den mehr oder minder tiefen Einbuchtungen des Randes finden sich bei Monstera deliciosa bisweilen Uebergänge; kein Zweifel, dass jene Einbuchtungen auch durch Absterben eines Theils der Blattfläche angelegt werden. Dem Absterben geht die Bildung eines lufterfüllten Raumes unter der Epidermis der unteren Blattfläche und eine Vermehrung der Zellen im Umfange der werdenden Lücke voraus[2].

§ 14.
Lage der Blattgebilde in der Knospe.

Die Blattgebilde zeigen auf früheren Stufen der Entwickelung sehr allgemein ein anderes Verhältniss des Wachsthums der vorderen (der Achsenspitze zugewendeten) Fläche zu demjenigen der Rückenfläche, als während der letzten Phase der Entwickelung. Das junge Blatt hat fast allerwärts in der Knospe eine andere Richtung und Lage, als nach der definitiven Ausbildung. Der Uebergang aus dieser Knospenlage[3]) in die von ihr abweichende, bleibende (unter gleichbleibenden äusseren Umständen, unveränderter Stellung zur Lichtquelle, zur Lothlinie, und abgesehen von periodischen Bewegungen bleibende) Stellung ist die Entfaltung der Blätter.

Nur bei einigen Gewächsen einfachsten Baues ändert sich nicht die Lage der Blätter von der frühesten Anlegung an bis zur vollen Ausbildung. So z. B. bei Bryopsis plumosa. Selbst bei denjenigen Muscineen, deren Blätter schliesslich nur wenig von der Knospenlage abweichen, treten immerhin merkliche Richtungsänderungen derselben ein. Die Blätter von Riccia fluitans, von Marchantia polymorpha stehen nach voller Ausbildung in etwas offeneren Winkeln von der unteren Fläche des platten Stängels ab, als während der Anlegung. Die Blätter von Sphagnum cymbifolium sind in der definitiven Stellung auf der Rückenfläche stärker gewölbt, als bald nach der Anlegung. Von den Spelzen derjenigen Gräser, deren Blüthenhüllblätter während der Blüthezeit nicht von einander spreizen, gilt zum Theil dasselbe (z. B. von Leersia oryzoïdes), zum Theil das Umgekehrte (z. B. von Digitaria sanguinalis, deren

1) Diese Darstellung beruht auf Untersuchung der Blattknospe eines starken Exemplars der Caryota urens, welche ich 1863 anstellte. Dass die Palmenblätter durch Zerreissung der Blattfläche ihre Theilung erhalten, hatte bereits A. P. de Candolle erkannt und ausgesprochen (Organogénie, p. 304). Die Beschreibung der Abstossung bestimmter Gewebstreifen bei Bildung gefiederter Palmblätter, welche v. Mohl giebt (verm. Schr. p. 177), stimmt, wenn auch nicht ganz im Ausdruck, so doch im Thatsächlichen mit der meinigen überein; auch darin, dass v. Mohl in diesen Streifen bei Phoenix Gefässbündel fand.

2) Trécul, in Ann. sc. nat. III, Bot. 1, p. 57.

3) Literatur: Döll, Anhang zu dessen rheinischer Flora, Frankfurt 1843. — Henry, in N. A. A. C. L. 19, 1, p. 85; 19, 2, p. 359; 21, 1, p. 275; 22, 1, p. 169. — Abbildungen durchweges schematisch.

äussere Spelzen zur Blüthezeit auf der Rückenfläche flach, auf frühen Entwickelungszuständen von halbmondförmigem Querschnitt sind).

Die verbreitetste der hieher gehörigen Erscheinungen ist das zeitige Ueberwiegen des Wachsthums der Rückenfläche eines Blatts über dasjenige seiner Vorderfläche. Findet dieses Ueberwiegen ganz vorzugsweise in transversaler Richtung statt, oder ist das Längenwachsthum des Blatts zunächst nicht beträchtlicher als das der oberhalb seiner Ursprungsstelle belegenen Knospentheile, so wird das Blatt, in einer zur Stängelachse einwärts geneigten Stellung, an die Theile der Knospe angedrückt, welche oberhalb und innerhalb der Einfügung des betreffenden Blatts in die Knospenachse stehen. Diese Lage der Blätter einer Knospe heisst die klappige, valvate, wenn die Blätter eines Wirtels oberhalb ihrer Einfügungsstellen in den Stängel nicht erheblich sich verbreitern; oder wenn schraubenlinig gestellte Blätter in der Ursprungsstelle und oberhalb derselben keine grössere Breite erlangen, als den Bruchtheil des Stängelumfangs, welcher aus der Division der ganzen Peripherie durch die Zahl der Glieder eines Umgangs des Stellungsverhältnisses + 1 resultirt; so dass die Blätter des Wirtels oder eines Umgangs des Grundwendels einander gar nicht, oder nur mit den Seitenrändern berühren. Die klappige Lage der Blätter einer mehrblättrigen Knospe ist die denkbar einfachste. Sie kann als die für die meisten anderen Knospenlagen primitive bezeichnet werden; aus ihr gehen die mannichfaltigen differenten Lagenverhältnisse der Blätter einer Knospe zu einander hervor. Auch die später deckenden oder gerollten Blätter der Knospen z. B. von Luzulen oder von Gräsern werden in einer Lage angelegt, welche der klappigen entspricht; die weiterhin eintretenden Abweichungen von dieser Lage beruhen auf nachträglichen Verbreiterungen, zum kleineren Theile des Blattgrundes, zum grösseren Theile der Seitenränder des Blatts. Dauernd, während der ganzen Zeit des Knospenzustandes, bleibt die klappige Knospenlage erhalten: in schraubenliniger Stellung der Blätter z. B. bei den Staubblättern von Ranunculus (Fig. 156), Delphinium, Nigella und vielen anderen Ranunculaceen; in Wirtelstellungen z. B. bei den Blättern vegetativer Sprossen von Equisetum, Casuarina, den Kelchblättern der Malvaceen, den Blumenkronenzipfeln der Compositen; bei diesen Wirtelstellungen mit dichter Aneinanderdrängung der Seitenränder der einzelnen Blätter, welche bei den einschlägigen schraubenlinigen Stellungen weite Interstitien zwischen sich lassen.

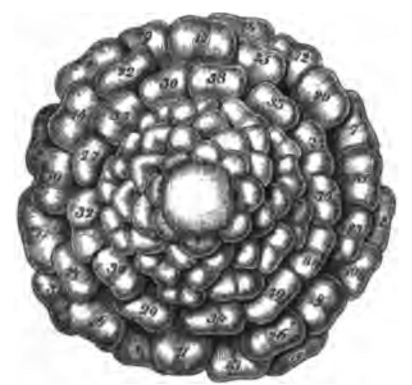


Fig. 156.

Beträgt die Breite der Ursprungsstellen consecutiver Blätter mehr, als den Umfang des Stängels dividirt durch die Gliederzahl eines Umgangs des Stellungs-

Fig. 156. Staub- und Fruchtblätter einer jungen Blüthenknospe des Ranunculus acris. (In Scheitelansicht. Divergenz zweier einander folgender Blattgebilde $^{21}/_{55}$ des Achsenumfangs. Der äusserste Umgang des rechtsumläufigen Grundwendels des Stellungsverhältnisses ist gebildet von den mit 1—4 bezifferten Staubblättern. Staubblatt 4 wird von 1 nicht gedeckt; dass das Staubblatt 9 das Bl. 1 deckt, statt von diesem gedeckt zu werden, ist ein erst während des Drucks von mir bemerkter Fehler des Holzschnitts).

verhältnisses + 1, oder findet eine beträchtliche Verbreiterung der Seitenränder von Blättern mit schmäleren Ursprungsstellen statt, so greift jedes Blatt mit einem Seitenrande über die Rückenfläche eines zu demselben Wirtel, oder zu demselben Umgange des schraubenlinigen Stellungsverhältnisses gehörigen höheren Blattes über. Unter Umständen, bei grosser Breite der Ursprungsstelle, oder bei sehr beträchtlicher Verbreiterung oberhalb des Einfügungsstreifens, deckt ein tiefer stehendes Blatt mit jedem Seitenrande ein höher stehendes Blatt desselben Umganges des Grundwendels. Diese Knospenlage, von allen die häufigst vorkommende, heisst die deckende oder imbricative. In geringer Ausbildung, der Art, dass jedes Blatt nur mit einem Seitenrande das letzte, zum Theil schon dem nächsten Umgang angehörige, Blatt des nämlichen Umgangs deckt, erhält sie sich bis zur Entfaltung der Blätter in den Laubknospen von Tannen und Fichten (Fig. 157). In den meisten Fällen besteht dieses Verhältniss aber nur im Beginne der

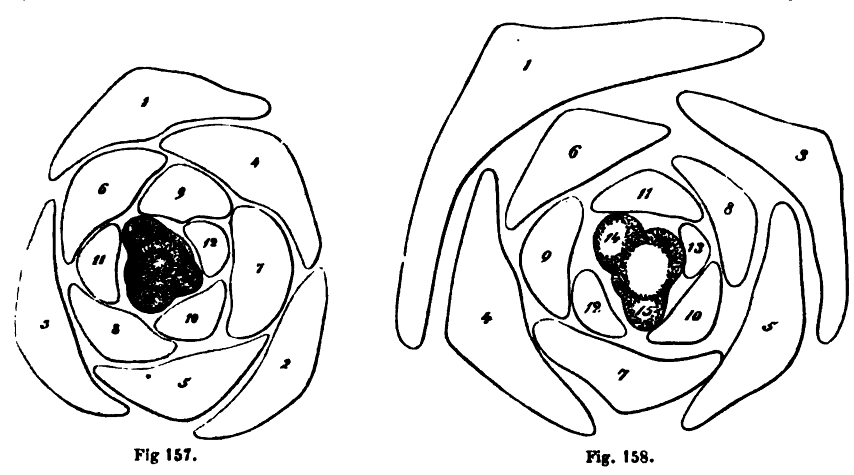
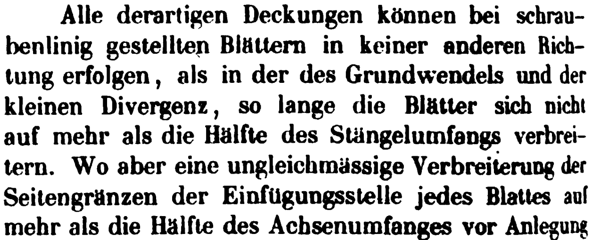


Fig 157. Fig. 158.

Entwickelung. Bei dem, in beistehender Fig. 158 abgebildeten Querdurchschnitt einer Blattknospe der Polygala myrtifolia erkennt man z. B., dass in dem von den Blättern 10—13 gebildeten Umgange des linkswendigen Grundwendels das Blatt 10 nur das Blatt 13 deckt; dass aber in dem Umgange 4—7 sowohl das Blatt 7, als auch das Blatt 6 von dem relativ breit gewordenen Blatte 4 gedeckt wird. Ein Cyclus des Stellungsverhältnisses, z. B. die 5 Blätter 4—8, zeigt zwei beiderseits deckende Blätter, 4 und 5; ein einseitig deckendes, 6; und zwei beiderseits gedeckte, 7 und 8. Ganz dasselbe Verhältniss tritt an den Kelchblättern der ungeheuren Mehrzahl dikotyledoner Blüthen mit fünfblättrigen Kelchen hervor (vergl. die Abbild. Fig. 64, S. 439). An den dreizeilig beblätterten Knospenachsen der Carices, der Arten von Pandanus deckt jedes Blatt die beiden nächstjüngeren Blätter, jedes derselben zur Hälfte; ähnlich ist das Verhältniss bei den in inconstanter Divergenz stehenden Blättern der Luzulen im inneren, jüngeren Theile der Knospe (siehe die Abbild. Fig. 160, Fig. 536). — Bei Pflanzen mit dreiseitig-verkehrt-pyramidaler Scheitelzelle des Stammes, deren schraubenlinig

Fig. 157. Querdurchschnitt, dicht über dem Achsenende geführt, einer Laubknospe der Pinus canadensis. Divergenz der Blätter $^5/_{13}$, Grundwendel rechtswendig. Blatt 1 deckt etwa $^2/_5$ der Rückenfläche des Blattes 4, u. s. f.

einander folgende Segmentzellen je ein Blatt bilden, ist die zweiseitige Deckung jedes jüngeren Segments oder Blatts durch die beiden nächstfolgenden von vorn herein gegeben; jedes Blatt deckt mit dem einen Seitenrande das nächstjüngere, mit dem anderen das zweitjüngere (Fig. 159; vergl. auch die Fig. 75—77, S. 456).


Fig. 159.

Alle derartigen Deckungen können bei schraubenlinig gestellten Blättern in keiner anderen Richtung erfolgen, als in der des Grundwendels und der kleinen Divergenz, so lange die Blätter sich nicht auf mehr als die Hälfte des Stängelumfangs verbreitern. Wo aber eine ungleichmässige Verbreiterung der Seitengränzen der Einfügungsstelle jedes Blattes auf mehr als die Hälfte des Achsenumfanges vor Anlegung des nächstjüngeren Blattes eintritt, der Art, dass die Mitte der Lücke zwischen beiden Rändern der Blattbasis, und somit der Entstehungsort des nächstjüngeren Blattes aus der Medianebene des zuvor gebildeten heraus gerückt wird, wie z. B. bei Musa, Luzula (vergl. S. 487), da ist die Deckung durch die breiteren Längshälften der Blätter nothwendig dem Grundwendel widersinnig; sie erfolgt in Richtung der grossen Divergenz. In dem, Fig. 160 dargestellten Querdurchschnitt einer Blattknospe der Luzula pediformis z. B. deckt das Blatt 1 mit seiner breiteren Längshälfte zunächst das Blatt 3, weiterhin erst Blatt 2; das Blatt 3 zunächst Blatt 5, weiterhin erst Blatt 4, u. s. f. — Eine einseitig stärkere Verbreiterung des Einfügungsstreifens jedes Blattes nach Entstehung des nächstjüngeren Blattes in einer der kleinen Divergenz entgegengesetzten Richtung kommt vielen Pflanzen mit schraubenliniger Stellung der Blätter zu, so z. B. Apium graveolens und anderen Umbelliferen, Prunus Avium, Costus speciosus. Anderwärts ist das Verhältniss umgekehrt, so bei Ribes petraeum (Fig. 128, S. 493), Liquidambar orientale, in weniger merklichem Grade auch bei Polygala myrtifolia, Melaleuca ericaefolia, Sempervivum tectorum, den Abietineen (vergl. Fig. 78, 79, 82, 84 auf S. 457—459). Bei den Polytrichineen kommt bald der erstere Fall vor (Fig. 124, S. 492), bald der zweite (Fig. 125, 126, S. 492). Im Allgemeinen ist der zweite Fall, das stärkere Breitenwachsthum des Blattgrundes in Richtung der kleinen Divergenz, offenbar der häufigere.

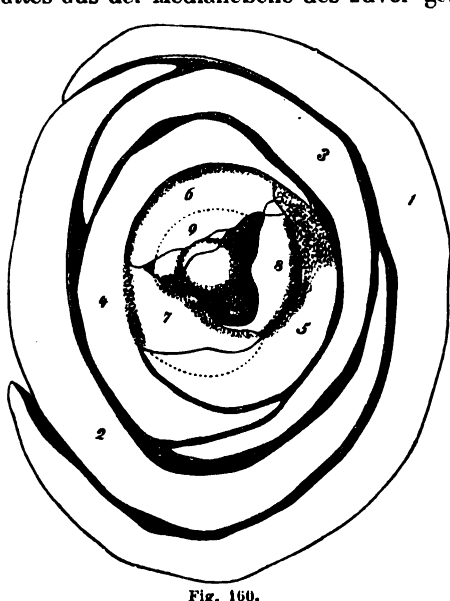


Fig. 160.

159. Scheitelansicht eines Achsenendes der Fontinalis antipyretica. Div. der Blätter 1/3; Grundwendel linksumläufig.

Fig. 160. Blattknospe der Luzula pediformis, quer durchschnitten.

Die Knospenlage von Blättern, die in wenigen, 2—3, Orthostichen stehen, und welche dabei, mit scharfer Faltung in der Mittellinie, den Theil der Knospe oberhalb ihrer Einfügung mehr als zur Hälfte des Umfangs decken, nennt man reitende (z. B. Iris, Fig. 117, S. 486; Gynerium argenteum, Carex).

Die Einfügungsstelle eines Blattes in den Stängel kann nicht mehr, als den Umfang des Stängels betragen. Scheinbare Ausnahmen von dieser Regel, wie sie die Scheiden mancher Umbelliferenblätter darbieten, beruhen auf dem Anwachsen einer kleinen Strecke des dicht über der Einfügung etwas verbreiterten Seitenrandes des Blattes an die Stängelaussenfläche. Wohl aber verbreitern viele Blattgebilde sich in einem ihrer freien Theile auf mehr, als die Peripherie der Knospenachse. Bestehen dabei die oben (S. 534) vorausgesetzten Verhältnisse des Wachsthums der Vorder- zu dem der Rückenfläche des Blattes, so wird das Blatt um den oberhalb desselben befindlichen Theil der Knospe gerollt, als eine spiralig um einen Kegel oder einen Cylinder oder ein Paraboloïd gewickelte Fläche. Diese einwärts gerollte, convolutive Knospenlage kommt den Blättern vieler Gräser, Dracaenen, Zingiberaceen und Marantaceen zu. Die Richtung dieser Rollung wird bedingt durch das Verhältniss zwischen den Maassen des transversalen Wachsthums der beiden Seitenränder des Blattes. Derjenige Blattrand, welcher rascher sich verbreitert, wird bei der Einrollung der innere. Er liegt bereits dicht an der Aussenfläche des Knospenendes an zu dem Zeitpunkte, wo der entgegengesetzte Blattrand die nämliche Längskante des Knospenendes erreicht; dieser ist gezwungen, über jenen hinweg zu wachsen. — Bei Gräsern (deren Blätter durchweges zweizeilig stehen) ist die Rollung der Blätter regelmässig wechselwendig. Bei Dracaenen ist sie gemeinhin dem Grundwendel der Blattstellung widersinnig; übrigens bei constanter Richtung dieses Wendels nicht selten in der Wendung wechselnd. Mir liegen Durchschnitte von derartigen Blattknospen des Chlorophytum Gayanum vor; einer derselben zeigt z. B. linkswendigen Grundwendel, drei consecutive Blätter rechts, ein viertes links gerollt. Es erhellt aus allem diesen, dass die Verbreiterung des Blatts oberhalb der Basis in einer Periode, welche der Anlegung des nächstjüngsten Blatts nachfolgt, in den beiden Seitenrändern des Blatts ein ganz anderes Verhältniss der Intensität einhalten kann, als die Verbreiterung der Seitengränzen der Blatteinfügung, welche der Anlegung jenes Blattes vorausging. Diese ist bei den Gräsern gleichmässig, jene ungleichmässig. Diese geschieht bei Chlorophytum der kleinen Divergenz entgegen, jene bisweilen ihr gleichsinnig.

Erfolgt die Verbreiterung der einen, der rechten oder der linken, Seitenkante der (auf der Rückenfläche rascher wachsenden) Blätter eines Umgangs einer schraubenlinigen Stellung oder eines Wirtels gleichzeitig und mit grosser Intensität, so wickelt sich jedes Blatt um das an der stark verbreiterten Seite ihm nächst benachbarte: die Blätter werden sämmtlich um einander und um die Achse des Stängels gleichsinnig gerollt: contorte Knospenlage. Sie kommt vor z. B. bei den Corollenzipfeln von Apocyneen (Vinca bietet ein ausgezeichnetes Beispiel), Asclepiadeen und Gentianeen, den Corollenblättern von Hypericum.

Blätter, welche nahe über der Ursprungsstelle Stipularbildungen entwickeln, bilden häufig durch das deckende Aneinanderschliessen dieser rasch wachsenden Sprossungen an die analogen Sprossungen nächstjüngerer Blätter, oder durch Rollung der Stipulen oder Scheiden um jene Theile Hohlräume, innerhalb deren

der mediane, oberhalb der Einfügung der Stipulen belegene Theil des Blatts in hohem Grade selbstständig, unbeeinflusst von dem Contact ihm benachbarter Blattgebilde derselben Achse, sich entwickelt. In einer Reihe von Fällen wachsen die Stipeln der äussersten Blätter jeder, für eine Periode der Ruhe sich schliessenden Knospe sehr beträchtlich in die Länge und Breite, während die zugehörigen medianen Blatttheile kurz bleiben oder ganz verkümmern. Die mehr nach Oben und Innen stehenden Blätter dagegen, welche Lamina und Stiel vollständig ausbilden, entwickeln ihre Stipeln zu nur geringen Dimensionen. So bildet sich ein von den Stipeln der äusseren Blattgebilde umschlossener Hohlraum, innerhalb dessen die Spreiten der inneren Blätter sich entwickeln, entweder im Contact unter einander, oder völlig frei von einander. Beispiele für dieses Verhalten der Stipeln sind Prunus Avium, Liquidambar orientale, Ribes petraeum. — Häufiger aber ist die Erscheinung, dass die Stipeln jedes Blattes während der Knospenzeit rascher wachsen als dessen medianer Theil, so dass die aneinander schliessenden Stipeln eine Reihenfolge von Hohlräumen bilden, deren jeder nur einen medianen Blatttheil einschliesst. In den Einzelnheiten des Vorgangs herrscht ziemliche Mannichfaltigkeit. Hier einige Beispiele:

Die in Zweizahl vorhandenen Stipulen verbreitern sich nicht über die Mediane des Blattstiels hinaus, und decken zusammen nur wenig mehr als die Hälfte des Knospenumfangs an fünfzeilig beblätterten, senkrecht aufwärts wachsenden Sprossen von Castanea vesca (Fig. 161), und bei der Ampelopsis cordata (Fig. 162). An den zweizeilig beblätterten, gegen den Horizont geneigten Zweigen der Castanea vesca verbreitern sich die Stipeln der Art, dass sie hinter der Rückenfläche des Blattstiels über einander greifen, und den Umfang des oberhalb ihrer Einfügung befindlichen Theils der Knospe zu mehr als zwei Dritttheilen umhüllen Fig. 163). In den Laubknospen der Quercus Robur ist die Verbreiterung der Stipeln eine ähnliche Noch beträchtlicher ist sie in den dreizeilig beblätterten Knospen der Erlen (Fig. 164), und in den Knospen der Planeren (Fig. 165). Die Verbreiterung der einen (unteren, dem Zenith abgewendeten) Stipula ist gang excessiv bei den gegen den Horizont stark geneigten, zweizeilig beblätterten Sprossen von Erlen, und bei den, in Bezug auf Knospenlage ihnen ganz ähnlich sich verhaltenden Blattknospen der Ulmen (Fig 166). Bei Ampelopsis hederacea bisweilen (Fig. 167 S. 540), bei Trifolium medium stets geht das Breitenwachsthum der freien Seitenränder der Stipulenpaare jedes Blatts (die auch hinter dem Blattstielrücken über einander greifen) bis zur Ummi-



Fig. 161.

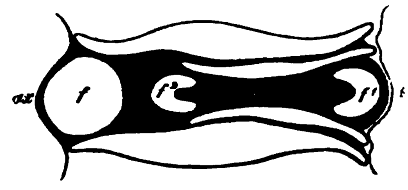


Fig. 162.

Fig. 161. Querdurchschnitt der Knospe eines fünfzeilig beblätterten Sprosses der Castanea vesca.

Fig. 162. Querdurchschnitt einer Seitenknospe der Ampelopsis cordata. *ax* Hauptachse, *b* Stützblatt, *f*, *f*¹, *f*², drei Blätter der Seitenknospe, *a* Achsenende derselben.

lung des Knospentheils oberhalb ihrer Einfügung; einer Rollung, die ebenso streng wechselwendig ist, als die der gerollten Grasblätter (vergl. auch § 23). — Bei Begonia fagifolia, B. Drègei umwickelt jedesmal die obere der beiden, über die Mittellinie des Blattrückens greifenden Stipulen jedes Blattes dessen medianen Theil; die untere legt sich der oberen von aussen an

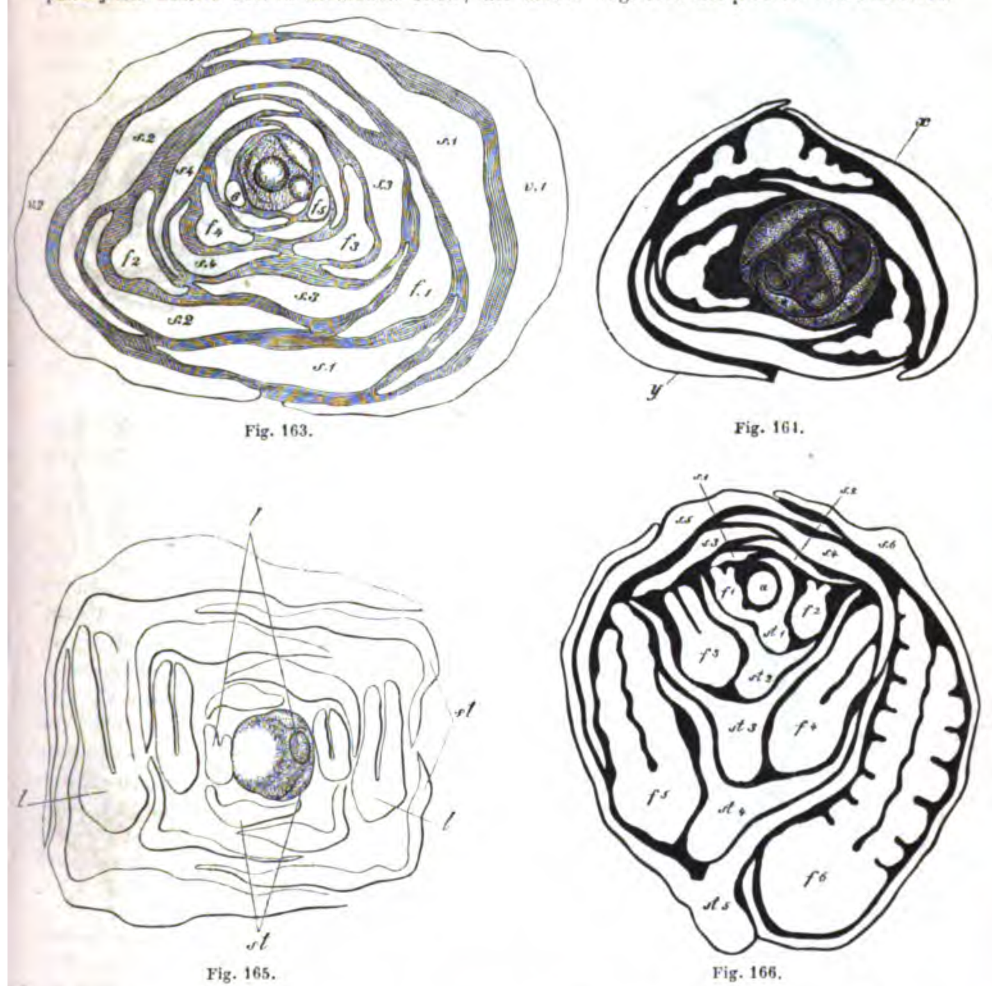


Fig. 163. Fig. 164.

Fig. 165. Fig. 166.

Fig. 163. Querdurchschnitt einer zweizeilig beblatterten Knospe der Castanea vesca. v1, v2 die beiden ersten schuppenförmigen Blätter (Vorblätter); s1, s2 u. s. f. die Stipelnpaare; f1, f2 u. s. f. die zugehörigen Blätter.

Fig. 164. Querdurchschnitt einer dreizeilig beblätterten, noch sehr jungen Knospe der Alnus glauca Michx. x und y sind die Stipulae des ersten, mit seinem Rücken gegen die Hauptachse gerichteten, Blatts der Seitenknospe.

Fig. 165. Mittlerer Theil einer quer durchschnittenen Blattknospe der Planera Richardi. st Stipulae, l Laminae der Blätter.

Fig. 166. Mittlerer Theil des Querdurchschnitts einer Winterknospe der Ulmus effusa. a ist das Achsenende; f1 ist die quer durchschnittene Lamina des jüngsten Blatts, s und st 1 ihre beiden Stipulen, deren untere, an dem linken Rande vom Schnitte unterhalb der Trennungsstelle vom medianen Theile des Blatts getroffen, schon viel grösser ist, als die obere. f2, f3 sind die Spreiten, s2 s3 u. s. f. die Stipulen der folgenden Blätter.

Die Rollung der oberen Stipula ist bei den (im Querschnitt der Knospe gesehen) rechts am Stängel stehenden Blättern rechtswendig, bei den links stehenden linkswendig (Fig. 168; betrachtet man einen Zweig mit in Entfaltung begriffenen Blättern von der Oberseite der Blätter her, so sind selbstverständlich die Stipeln der rechts stehenden Blätter linkswendig gerollt und umgekehrt).

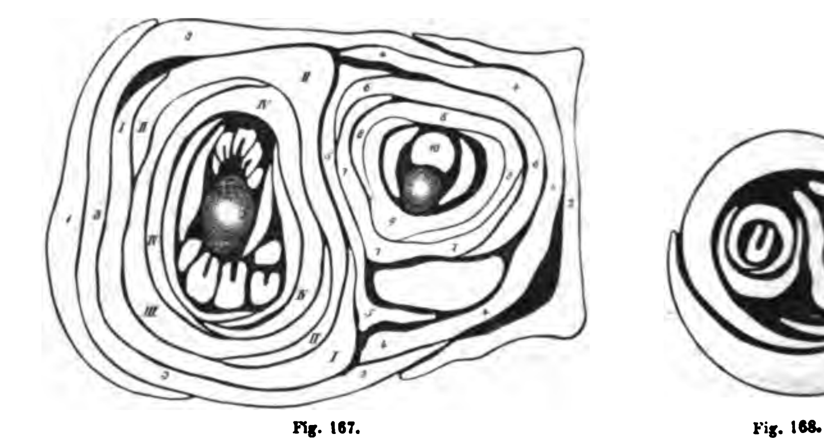


Fig. 167. Fig. 168.

In einer anderen Reihe von Fällen greifen die, stärker als der mediane Blatttheil sich verbreiternden Stipeln nicht hinter dessen Rückenfläche, sondern vor dessen Vorderfläche übereinander. Die Stipeln schliessen den medianen Theil des Blatts, dem sie angehören, von der Umhüllung aus, und umkleiden nur die jüngeren Blätter und das Achsenende der Knospen. So bei Begonia manicata, Platanus occidentalis (Fig. 169), Celtis australis (Fig. 170). Wo solche Knospen für eine Periode der Ruhe sich schliessen, da sind die äussersten Blattgebilde derselben als schuppenförmige Blätter, ohne Differenzirung derselben in Stipulae, Stiel und Lamina ausgebildet. — Bei den Polygoneen verwachsen die ebenso gestellten Stipelnpaare jedes Blatts frühe schon zu der, die jüngeren Theile der Knospe umhüllenden Ochrea (S. 528).

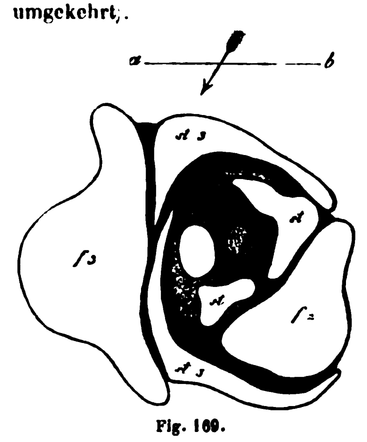


Fig. 169.

Fig. 167. Querdurchschnitt einer zur Ueberwinterung bestimmten Seitenknospe der Ampelopsis hederacea, Anfang Octobers gefertigt. Die rechte untere Ecke der Figur war gegen den Erdboden gerichtet. 1 und 2 sind die beiden ersten, rechts und links vom Stützblatt stehenden, spreitenlosen Blätter der Seitenachse (der sogenannten Geize); 3 deren 3tes gleichfalls spreitenloses Blatt. In der Achsel desselben steht eine Nebenachse, die sogen. Lohde, die viel kräftiger sich entwickelt als die Geize. I—IV sind deren 4 erste, spreitenlose Blätter, die beiden jüngsten quer durchschnittenen Blätter, deren Stipulae und Blättchen der Lamina getrennt erscheinen, sind nicht beziffert. 4—10 sind die übrigen Blätter der Geize; oberhalb des Blatts 4 hat dieselbe noch eine zweite, weit aus der Medianebene von 4 heraus gerückte Seitenachse gebildet. — Die Zeichnung ist aus zwei consecutiven Querschnitten der nämlichen Knospe componirt, ein Verfahren, das deshalb nöthig war, weil der Scheitel der Knospenachse der Geize höher liegt, als der der Lohde.

Fig. 168. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Begonia fagifolia.

Fig. 169. Mittlere Partie einer quer durchschnittenen Laubknospe von Platanus occidentalis. f Blätter, st Stipulae. Der Pfeil giebt die Richtung der Lothlinie an; die Spitze weiset nach unten.

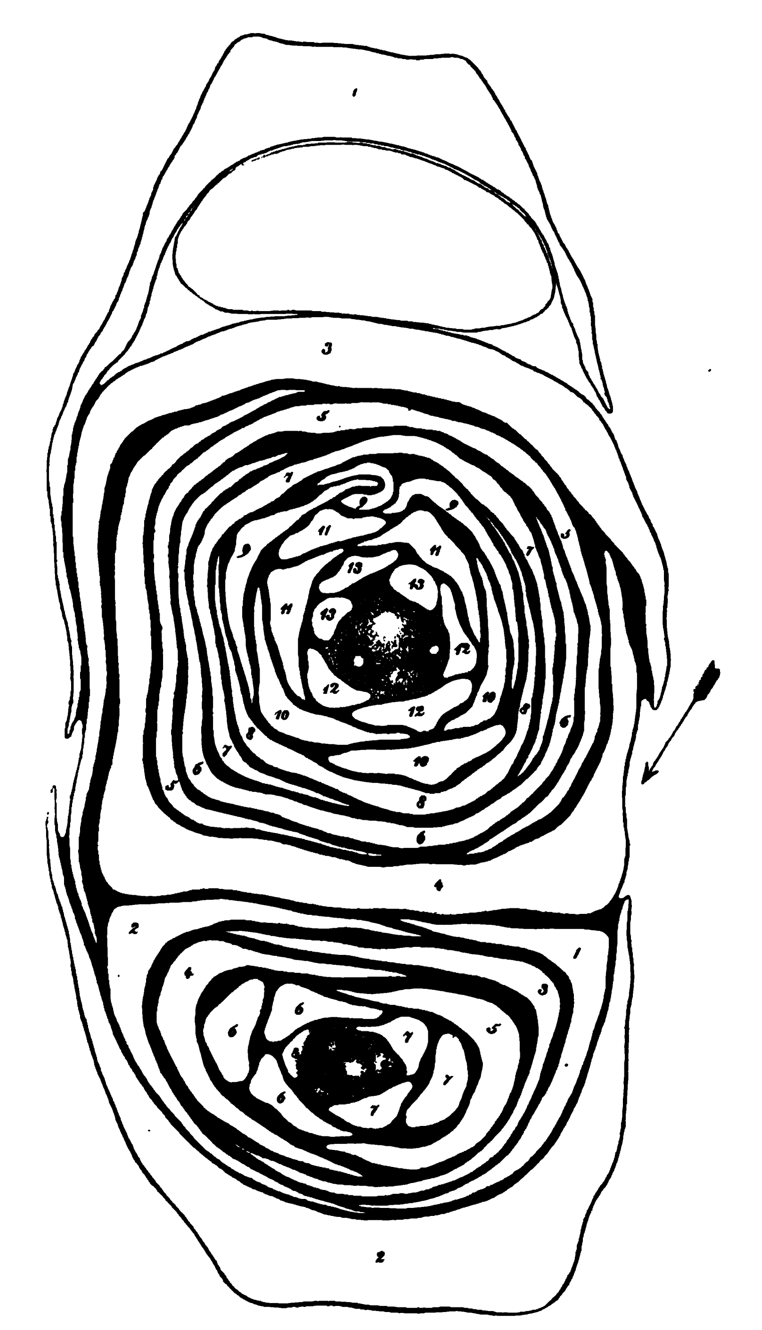


Fig. 170.

Fig. 170. Winterknospe der Celtis australis im Querdurchschnitt. 1, 2 sind die spreitenlosen Vorblätter, in deren Achseln Seitenknospen stehen. Die Blätter der oberen dieser Seitenknospen sind in der Zeichnung weggelassen. Auch die Blätter 3—9 der Hauptknospe, die Blätter 1—5 der Seitenknospe sind spreitenlos. Dagegen stehen die Stipeln der Blätter 10 und folgende jener, der Blätter 6 und folgende dieser regelmässig v o r dem medianen Theile des Blatts, beziehendlich vor den quer durchschnittenen Blattstielen oder Blattspreiten.

Die Spreiten von Blättern, welche während des Knospenzustandes, die jüngeren Theile der Knospe überragend, frei stehen, oder welche einzeln in durch die Stipeln oder die Vaginen anderer Blätter gebildete Hohlräume eingeschlossen sind, zeigen bei frühzeitigem starkem Ueberwiegen des Flächenwachsthums der Rückseite über das der Vorderseite eine Einrollung der Lamina in sich selbst, eingerollte oder involutive Knospenlage der Blattspreite, oder eine Einfaltung der Lamina nach der Vorderfläche hin, der Art, dass die Hälften des gefalteten Blattes mit den Oberseiten an einander liegen: gefaltete oder plicative Knospenlage der Blattspreite.

Die Einrollung tritt ein, wenn die Steigerung des Wachsthums der Rückenfläche über das der Vorderfläche sich gleichmässig über eine weite Strecke der Blattspreite verbreitet. Sie kommt mit transversaler Einrollung (mit zu den Blattmedianen senkrechter Lage der Einrollungsebenen) vor als Rollung der ganzen Lamina um die eine der Seitenkanten bei Canna, Globba und anderen Marantaceen und Zingiberaceen. Jede Blattspreite der Knospe erfüllt allein den oberen Theil des von der Vagina des nächstälteren Blattes umschlossenen spitzkegelförmigen Hohlraums. Gleich den (umrollenden) Scheiden sind auch die (in sich gerollten) Spreiten der zweizeiligen Blätter wechselwendig gerollt. Als transversale Einrollung jeder Längshälfte des Blattes findet sie sich z. B. bei Pyrus Malus, Viola odorata, den Blättchen der Staphylea trifoliata. Longitudinale Einrollung, Einrollung in der Medianebene, zeigen Spreiten und obere Theile der Stiele der im Knospenzustande frei stehenden Blätter von Drosera und der Farrnkräuter (bei denen mit zusammengesetzten Blättern ist jeder Abschnitt seiner Mittellinie nach eingerollt, so dass die Einrollungsebenen der Seitenabschnitte zu der Medianebene des Blatts geneigt sind). Eingeschlossen in einen, durch die Stipulae des eigenen Blatts gebildeten Hohlraum stehen die longitudinal eingerollten Spreiten der Marattieen [1]. — Die longitudinale Einrollung des oberen Theiles eines Blatts schliesst die Möglichkeit aus, dass derselbe jüngere Theile der Knospe decke.

Die Einfaltung beruht auf dem örtlichen Ueberwiegen des Wachsens bestimmter Streifen der Rückenfläche über das (in Bezug auf die Richtung dieser Streifen) transversale Wachsthum der Vorderfläche. Sie geschieht in vielen Fällen einfach der Längslinie des Blatts nach; rechts und links von dem medianen Streifen des Blatts steigert sich das transversale Wachsthum einer schmalen Strecke der Rückenfläche der Art, dass die Seitenhälften der Lamina umgeklappt, und mit den Vorderflächen auf einander gelegt werden. Beispiele bieten die Blättchen der meisten gefiederten und gefingerten Blätter, indem sie an dem gemeinsamen Blattstiele nach vorn zusammengelegt sind, und jedes für sich der Länge nach eingefaltet ist (wie Ampelopsis, Fig 162, S. 538, Galega, Vitex, Pterocarya caucasica, deren junge Blätter während der Winterzeit, nicht von den Stipulen umhüllt, völlig frei stehen), die Corollenzipfel der Campanulaceen. In der Jugend haben die Spreiten sehr vieler mit Stipulen versehener Blätter dikotyledoner Gewächse dieselbe Knospenlage; so namentlich die meisten unserer Waldbäume wie u. A. Quercus Robur, Fagus sylvatica, Carpinus Betulus, Alnus glutinosa (an dreizeilig beblätterten Zweigen ist die Längsfaltung nur angedeutet), Ulmus effusa. Bei fernerem Wachsthum tritt dazu aber in weiteren zur Mediane spitz-

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 655.

winkligen Streifen der Rückseite der Lamina ein Ueberwiegen des Flächenwachsthums über das der Vorderfläche; die Seitenhälften werden wiederholt, selbst doppelt wiederholt gefaltet. Hat die Spreite nach der ersten Längsfaltung genügenden Raum zur Weiterentwickelung, so stellen sich die secundären Faltungen, auf dem Querdurchschnitt des Blatts gesehen, nach den verschiedensten Radien eines Kreises (so z. B. bei Ribes petraeum, Liquidambar orientale, Begonia Drègei). Ist die sich secundär faltende Lamina in einen spaltenförmigen Raum eng eingeschlossen, so stehen die secundären Einfaltungen, auf dem Querdurchschnitt gesehen, senkrecht auf der Ebene der primären Einfaltung (so z. B. bei Ulmus, Fig. 166, S. 539). Hierher gehört auch die Faltung der weiterhin zerreissenden Spreiten der Blätter von Fächer- und Fiederpalmen (S. 532). — Regellose Einknickungen der Blattfläche, mit Einfaltung nach vorn, in den verschiedensten Richtungen verlaufend, zeigen die Blumenkronenblätter der Arten von Papaver.

Die längs gefalteten Spreiten eines Umgangs oder eines Wirtels von Blättern können eine um die andere gerollt werden, indem entweder die strahlig zusammen geordneten gefalteten Blattbildungen in engem, geschlossenem Raume radial an Ausdehnung mehr zunehmen als der Durchmesser dieses Raumes beträgt, und dann — eines voran, die anderen folgend — in gleichsinniger seitlicher Ablenkung den zur Weiterentwickelung erforderlichen Platz suchen, oder indem nach eingetretener Faltung die gleichnamige Seitenhälfte (rechte oder linke) jedes Blatts stärker transversal wächst, als die andere Hälfte desselben Blatts. So entsteht, analog dem Uebergange aus der valvaten in die contorte, die gefaltet-übergerollte, plicato-convolutive oder supervolutive Knospenlage, wie sie an den Corollenzipfeln der Convolvulaceen, den Blattspreiten von Prunus Avium vorkommt.

Das Ueberwiegen des Wachsthums der vorderen Fläche junger Blätter über das der hinteren, und die darauf beruhende Faltung oder Rollung platter Theile der Blätter (der Spreiten) rückwärts sind wenig häufige Erscheinungen. Rückwärts gerollt, in verschiedenen, zu dem Ansatzorte des Blattstiels an die Spreite strahlig gestellten Ebenen sind z. B. die Zipfel der Lamina der Laubblätter von Primula chinensis. Transversal nach der Rückenfläche umgerollt sind die Seitenhälften der Blattspreiten von Platanus occidentalis, Rumex scutatus und anderen Arten derselben Gattung. Die Blattspreitenhälften von Rheum sind in gleicher Richtung scharf gefaltet, zugleich noch in transversal und in schräg verlaufenden Falten mannichfach geknickt. — Blatttheile einer Knospe, welche rückwärts gerollt oder gefaltet sind, können oberhalb ihrer stehende Blattgebilde nicht fest umschliessen; wo eine derartige Knospe schützende Hüllen besitzt, da sind dieselben von Nebenblättern gebildet (Polygoneen, Platanus).

§ 15.

Entwickelungsgang der Haargebilde[1]).

Die meisten Haargebilde erheben sich über die Aussenfläche des sie tragenden Pflanzentheils als Ausstülpungen der Membranen einzelner Zellen jener Fläche,

1) Literatur: Meyen, Secretionsorgane der Pflanzen, Berlin, 1837. — Weiss, die Pflanzenhaare, Berlin, 1867 (Separat-Abdruck aus den von Karsten herausgegebenen botanischen

so dass das Haargebilde, auch wenn es vielzellig wird, einen einzelligen Entwickelungszustand durchläuft. Doch giebt es auch Haargebilde, bei deren erster Anlegung die freien Aussenwände eines Complexes von mehreren Zellen der Oberfläche des Pflanzentheils sich gleichzeitig nach auswärts wölben, bei denen die neue Wachsthumsrichtung, welche das Haargebilde entwickelt, über eine Gruppe von Oberflächenzellen verbreitet ist; mit von einem Mittelpunkte aus in strahlenden Richtungen abnehmender Intensität, welcher Mittelpunkt nicht nothwendig an einer Stelle liegt, die nach Innen einer Zellenhöhle angränzt. So z. B. die Haare der Staubfäden der Centaureen, welche als gemeinsame Sprossungen zweier an einander gränzender Zellen der Oberhaut auftreten, die Stacheln der Zweige und Blattstiele der Rosen, die häutigen Lappen an Blattstielen und Blattrippen der Begonia manicata, die Blatthäutchen (Ligulae) der Gräser und der Selaginellen [1]), welche von Anfang an vielzellige Hervorragungen sind.

Viele Haargebilde von beträchtlichem Umfang, grosser Zellenzahl, platter blattähnlicher Gestalt entspringen nicht allein aus einer einzigen Zelle der Aussenfläche des sie tragenden Pflanzentheils, sondern sie durchlaufen auch ein Entwickelungsstadium, während dessen sie eine einfache Reihe linear an einander gereihter Zellen sind. So die Spreuschuppen der Farrnkräuter [2]), welche in der frühen Jugend cylindrischen, aus einer einzigen Zellreihe bestehenden Haaren (etwa denen der Blumenkronenblätter von Hibiscus Trionum) gleichen, aber weiterhin durch Wachsthum und Fächerung der Zellen ihres unteren Theils, vorzugsweise in transversaler, der angränzenden Fläche des sie tragenden Stängels oder Blattstiels paralleler Richtung den Umriss eines herzförmigen Blattes erhalten. Auch das einzige Spreuschüppchen, welches jedes Blatt einer Isoëtes nahe über dem Grunde aus seiner Vorderfläche entwickelt, besteht auf einem frühen Entwickelungszustand aus zwei Zellen, deren zweite, über die erste gestellte [3]), zu der breit herzförmigen flachen Endausbreitung der Schuppe, deren untere zu dem, auch auf dem Querdurchschnitt vielzelligen Stiele sich entwickelt.

Die Entstehungsorte der Haargebilde sind da, wo sie in Vielzahl auf einem Stängel oder einem Blatte vorkommen, über deren Flächen gemeinhin in unter sich wenig übereinstimmenden Entfernungen vertheilt. Die gegenseitige Stellung der meisten Haargebilde zeigt keine wahrnehmbare Regelmässigkeit. Doch lassen die Spreuschuppen der Stämme mancher Farrnkräuter, z. B. des Polypodium aureum, des Niphobolus Lingua, in ihrer Anordnung schräge Reihen ziemlich deutlich hervortreten. Aehnlich verhalten sich die vielzelligen Haare (der sogenannte Bart auf der Innenseite der äusseren Perigonialblätter der gebarteten Iris-Arten. Hier stehen demnach die Haare in annähernd gleichen Distanzen. Die steilsten Schrägzeilensysteme sind gewöhnlich in nahezu oder in völlig gleicher Zähligkeit vorhanden. Diese Haargebilde stehen somit in alternirenden Parallelreihen oder, wenn schraubenlinig, nach Divergenzen, deren Zähler 2, deren Nenner eine relativ

Untersuchungen). Letztere Arbeit versucht zu zeigen, dass die Zunahme der Zellenzahl der Haare durch freie Zellbildung aus einem Theile des Protoplasma erfolge. Wer durch die Beobachtung zu solchem Schlusse gelangen kann, mit dem ist nicht zu streiten.

1) Die Entwickelung dieser letzteren, beginnend mit dem gleichzeitigen Wachsthum aufwärts einer Querreihe von Zellen des Blattgrundes, ist dargestellt in Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 23, Fig. 43. 44; Taf. 24, Fig. 12, 18 und Taf. 25.

2) Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 16, Fig. 22—26.

3) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 4, Taf. 10, Fig. 5.

hohe Ziffer ist [1]. — Die Entstehungsfolge der Haargebilde richtet sich nach der Entwickelung des sie tragenden Pflanzentheils, doch nicht mit solcher Strenge, dass die Haare in der Reihenfolge ihres Erscheinens genau nach der Richtung des fortschreitenden Wachsthums des sie tragenden Blatts sich ordneten. Nicht selten sprossen zwischen bereits angelegten Haargebilden neue hervor.

Die meisten Haargebilde sind von linearer Gestalt. Die ursprüngliche Wachsthumsrichtung ist die dauernd bevorzugte; das Haar erhält eine langgezogene Form, die eines sehr schlanken Kegels oder Paraboloïds. Viele Haare zeigen ein gesteigertes Dickenwachsthum der freien Extremität; einzellige sowohl (diejenigen, welche die vegetativen Theile des Mesembryanthemum crystallinum bedecken z. B.), als auch solche, die aus einer Zellreihe gebildet sind (**kopfige Haare**, wie sie z. B. bei Nicotiana, Verbascum u. v. A. neben konischen vorkommen; von ganz ungewöhnlicher Grösse sind die vielzelligen, auf kurzem Stiele sitzenden, Köpfe der Haare, welche in nassen Frühjahren auf austreibenden Sprossen von Vitis, Ampelopsis vereinzelt sich entwickeln und dem blossen Augen als glashelle Perlen sich darstellen), und solche, welche zu säulenförmigen Zellenmassen sich entwickelt haben (die Haare der Inflorescenz und des Pistills von Dictamnus albus z. B.). Solche Haare nennt man Drüsen, eine Bezeichnung, die insofern nicht unzutreffend ist, als in die Zellen der verdickten Enden der kopfigen Haare eigenartige Stoffe, wie Fette, ätherische Oele, secernirt zu werden pflegen. Das zur Längsachse des Haares senkrechte, allseitig ziemlich gleichmässige Wachsthum ist in manchen Fällen excessiv und führt zur Bildung schildförmiger, im Mittelpunkte einem kurzen dünnen Stiele angehefteter Schuppen z. B. bei Elaeagnus. Bei anderen Haargebilden, welche eine platte Form erlangen, ist die Ebene, innerhalb deren das Haar vorzugsweise wächst, gegen dessen Längsachse geneigt; die Platte des Haares wird einem dünnen Stiele ebenfalls schildähnlich, aber schief angeheftet, analog der Bildung der Laubblätter von Tropaeolum, der Staubblätter von Lilium. So verhalten sich die Spreuschuppen der Farrnkräuter. Manche Haare treiben Verästelungen: die des Kelchs von Nicandra physaloïdes, der Blätter von Ribes Grossularia. Manche verzweigte Haare geben nach Anlegung von Seitenzweigen die Weiterentwickelung in der bisher eingehaltenen Hauptrichtung des Wachsthums auf: die der Innenfläche der Luftschläuche an den Blättern von Utricularia vulgaris, der Blätter von Lavatera trimestris z. B. Es kommen Zweigbildungen eben so wohl an einzelligen Haaren vor (Sternhaare der Arten von Matthiola z. B.) als an solchen, die aus einer Zellenreihe oder einer Zellenmasse bestehen.

Manche Haargebilde entwickeln tertiäre Vegetationspunkte; sie bilden einen beträchtlichen Theil ihrer Masse dadurch, dass nach begonnener Streckung der Zellen des apicalen Theils eine Region des Haares im Zustande des Meristems verharrt, weiter wächst und die Zahl der Zellen vermehrt. So die Haare der Polypodiaceen und der Marsileaceen; auch diejenigen, welche nicht zu Spreuschuppen sich entwickeln, sondern einfache Zellreihen bleiben, wie die von Pteris aquilina, von Pilularia. Nach erfolgter Streckung der terminalen Zellen dauert Wachsthum und Scheidewandbildung in basilaren Zellen noch fort: bei den eben genannten nur in longitudinaler Richtung, so dass die neu gebildeten, einge-

---

1) An Stämmen des Niphobolus Lingua fand ich die Spreuschuppen auch nach der Div. $^{3}/_{13}$ geordnet: vergl. Unters. p. 96. Scheint ein Ausnahmefall gewesen zu sein.

schalteten Zellen niedrige Cylinder (bei Pilularia, wo die Theilungswände gegen die Achse des Haares geneigt stehen, Ellipsencylinder) sind. Bei der grossen Mehrzahl der Farrnkräuter hebt, nach begonnener Längsstreckung der 2—4 Endzellen des bis dahin eine einfache Zellreihe darstellenden Haares, in den tieferen Zellen desselben das von Fächerung der Zellen durch Scheidewände begleitete Wachsthum in transversaler Richtung an, welches nach der Basis des Haares hin an Intensität zunehmend, und dicht über der Einfügung des Haares in den tragenden Theil lange andauernd, die gestreckt paraboloïdische Zellreihe in ein breites, plattes, am Grunde tief ausgerandetes, vielzelliges Spreuschüppchen umgestaltet [1]). Auch die vielzelligen Haare des Kelches von Hibiscus Trionum zeigen intercalares Wachsthum und intercalare Zellvermehrung des unteren Theils. Er wird bauchig, und theilt seine Zellen sowohl durch Längs- als auch durch Querwände.

§ 16.

Fehlschlagungen.

Es ist eine häufig vorkommende Erscheinung, dass Theile von Blättern, oder ganze Blätter, oder Blattkreise, selbst ganze Sprossen mit einer Vielzahl von Blattgebilden nach der ersten Anlegung in der Weiterentwickelung still stehen; dass sie dann entweder aus dem Zusammenhange mit dem lebenden Pflanzenkörper treten, abgestossen werden; oder in geringer Ausbildung, in einer von der gleichwerthiger Theile weit abweichenden Beschaffenheit weiter vegetiren: dass sie fehlschlagen (verkümmern oder abortiren). Fehlschlagungen treten im Gange der Entwickelung bestimmter Pflanzenformen regelmässig an den Gebilden ein, welche überhaupt von ihnen betroffen werden. Sie üben in diesen zahlreichen Fällen einen mächtigen Einfluss auf die Gestaltung der Pflanze.

Einige Beispiele des Fehlschlagens von Blatttheilen: das die beiden obersten Blättchen überragende Endstück paarig gefiederter Blätter von Leguminosen ist an jungen Blättern in der Knospe weit grösser als eines der Seitenblättchen; bei Cassia marylandica z. B. 4mal länger als die obersten derselben zur Zeit des Beginns des intercalaren Wachsthums. Am entwickelten Blatte ist dieses Endstück ein unscheinbares, etwa 1 Mill. langes Spitzchen. Das Endstück des Blattes der blättchenlosen neuholländischen Acacien verkümmert in den meisten Fällen; nur vereinzelte Blätter (insbesondere junger Pflanzen) der Acacia melanoxylon z. B. bilden am oberen Ende des radial zur Achse verbreiterten Blattstiels einige gefiederte Abschnitte aus. — Die medianen Theile der unteren Blätter sich schliessender Knospen von Rosaceen, Cupuliferen, Juglandeen gelangen nicht über die Entwickelungsstufe hinaus, auf welcher sie als niedrige Wärzchen zwischen den hervorsprossenden Anlagen der Stipeln stehen. In diesem Zustande verharren sie, während sie an höher stehenden Blättern derselben Sprossen zu Spreiten und Stielen der Blätter sich entwickeln. — Cassia marylandica, Acacia lophantha bilden unterhalb der tiefst stehenden Blättchenpaare, viele Arten der Gattungen Prunus und Amygdalus bilden am Blattstiele seitliche Sprossungen, bald paarweise einander gegenüber gestellt, bald vereinzelt. Die jungen Zustände dieser Sprossungen gleichen denen von Seitenblättchen. Statt aber platte grosse Bildungen zu werden, entwickeln sie sich nur zu knopfförmigen, meist von oben her plattgedrückten Hervorragungen (in welche regelmässig ein Gefässbündel, eine Abzweigung eines von denen des Blattstiels, eintritt). Nur bei Cassia

1) Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 16, Fig. 25. 26.

marylandica erreichen die meisten dieser verkümmernden Seitenblättchen eine eyförmige, einzelne Paare gelegentlich auch eine blattähnliche Gestalt.

Beispiele des Fehlschlagens einzelner Blätter liefern u. v. A. die Karpelle der Terebinthaceen; sie verkümmern, auf einem relativ späten Entwickelungszustande, z. Th. (bei Rhus z. B.) nach Anlegung der Eychen, bis auf eines; die Stützblätter der Achsen zweiter Ordnung der Grasinflorescenzen (nur bei den untersten solchen Zweigen der Seslerien gelangen sie zur Entwickelung [1]), die Glumae von Oryza, Leersia, das hintere Staubblatt der Blumen von Scrophularia nodosa. Die Verkümmerung ganzer Blattkreise zeigt sich in ausgedehntester Weise bei der weit überwiegenden Mehrzahl der eingeschlechtigen phanerogamen Blüthen: die Eingeschlechtigkeit beruht auf dem Fehlschlagen der Staubblätter in den weiblichen, der Fruchtblätter in den männlichen Blumen. Die Verkümmerung tritt ein auf einem frühen Entwickelungszustande z. B. bei Cucurbita, auf einem mittleren bei Lychnis diurna, Loranthus europaeus, auf einem späten bei Silene inflata. Der Abort ganzer Sprossen, die eine Anzahl von Blätteranlagen tragen, findet sich u. A. bei den langstielig werdenden Anlagen von Aehrchen (es sind gemeinhin die Achsen dritter und späterer Ordnung der Inflorescenz) der Setarien und Penniseten. Nach Anlegung der drei Glumae und gelegentlich auch einer Palea entwickeln diese Aehrchen-Rudimente sich nicht weiter, sie vertrocknen späterhin, und fallen meistens von den inzwischen langgestreckten Stielen ab, welche die Borsten der Inflorescenz darstellen. Auf einem späteren Entwickelungszustande verkümmern ziemlich regelmässig die Erstlingsblumen der Inflorescenzen vieler Solaneen und Borragineen (z. B. Atropa, Nicandra, Omphalodes), der Begonia manicata u. v. A.

Von der Verkümmerung streng zu unterscheiden ist sowohl die durchgreifend geringe Ausbildung bestimmter Gebilde, die sammt und sonders auf niederen Entwickelungsstufen stehen bleiben, wie z. B. der vegetativen Blätter der Opuntien, der Kelchblätter von Galium und der meisten Umbelliferen, als auch das bei bestimmten Pflanzenformen gänzliche Unterbleiben der Entwickelung von Sprossungen, welche an ähnlichen Formen vorkommen. Die Stützblätter der oberen Blumen der Cruciferen-Inflorescenzen sind nicht verkümmert, sondern überhaupt nicht vorhanden. Die Vorblätter der Blumen der Leguminosen schlagen nicht fehl; sie werden überhaupt nicht entwickelt [2].

Es ist nicht gleichgültig, namentlich für die Erforschung der nächsten Ursachen der verschiedenartigen Gestaltung der Pflanzen nicht gleichgültig, ob der Ausdruck gebraucht wird: »die und die Theile, etwa ein Kreis von Blättern, sind fehlgeschlagen«, oder: »diese Theile, welche bei ähnlichen Pflanzenformen vorkommen, werden bei der vorliegenden überhaupt nicht gebildet«. Die Methode des Vergleichens fertiger Entwickelungszustände unter einander und das Bestreben, minder reich ausgestattete Sprossen (Blüthen z. B.) als theilweis verkümmerte analoge Bildungen ähnlicher Pflanzenformen zu deuten, haben zu Auffassungen geführt, deren Irrthümlichkeit durch die Entwickelungsgeschichte dargethan wird [3]. Insbesondere

1) Röper, zur Flora Mecklenburgs, 2, p. 42. Anm.

2) Das Paar blättchenähnlicher Gebilde an den Blüthenstielen mancher Genisteen, z. B. des Cytisus sagittalis, sind die Stipeln des Stützblatts, die an den Blüthenstiel angewachsen sind, und zwischen denen und dem medianen Theile des Stützblatts intercalares Wachsthum jenes Stieles eintritt. Bei Cytisus Laburnum und Cytisus alpinus erfolgt jenes intercalare Wachsthum unterhalb der Verwachsungsstelle auch des medianen Theils des Stützblatts mit dem Blüthenstiel.

3) Vergl. z. B. den Abschnitt über »Schwindekreise« bei A. Braun, Verjüngung, p. 99 ff. Es wird angenommen, bei Glaux seien (zwischen Perianthium und Staubblättern) zwei Blattkreise geschwunden; — es wird aber hier überhaupt keine Corolle angelegt. — Der Grundwendel der Stellung der Blattgebilde vieler Blüthen lässt sich nicht ohne Sprünge von den Staub- zu den Fruchtblättern fortführen; wie sehr irrig es ist, daraus das Fehlschlagen einer

wird die Forschung davor sich zu hüten haben, aus dem gelegentlichen Vorkommen von Ausnahmebildungen (Missbildungen, neu auftretenden Varietäten) zu schliessen, dass die Anlage zu solcher Bildung schon in der normalen Form vorhanden sei. Diese Folgerung ist von Morphologen sehr oft gezogen worden; consequent auf ihre Prämissen zurück geführt, leitet sie zu einer Vorstellung vom Wesen der Entwickelung der Organismen, welche von der alten Einschachtelungstheorie der Keime in einander nicht weiter sich unterscheidet, als Darwin's provisorische Hypothese von der Pangenesis[1].

§ 17.

Verwachsungen.

Differente Theile einer und derselben Pflanze, die einander unmittelbar berühren, während sie noch an Volumen zunehmen, verwachsen mit einander, dafern ihre Oberflächen von gleicher Beschaffenheit sind. Sprossungen, welche in naher Nachbarschaft und in wenig divergirenden Richtungen sich entwickeln, verschmelzen bei Homogeneität der Aussenflächen mit einander an den Stellen, innerhalb deren sie in Folge ihres Dickenwachsthums sich berühren. Zwei dicht aneinander gränzende, in Neubildung begriffene Auszweigungen des Plasmodium eines Myxomyces stellen eine einzige, nur am wachsenden Vorderrande zweilappige Masse dar. Consecutive, schwach divergirende Achsen des Auszweigungssystemes vielzelliger Pflanzen verschmelzen oft auf weite Strecken zu einem einzigen Körper von kreisrundem oder breitgezogenem Querschnitte (gabelnde Wurzeln von Selaginellen, vegetative Sprossen von Marchantieen und Riccieen z. B.). In ausgezeichneter Weise tritt eine derartige Verwachsung bei der sogenannten Fasciation ein, der Verwachsung zahlreicher consecutiver Achsen, die ganz vorzugsweise in einer Ebene sich entwickeln, zu einem platten Körper, wie sie bei vielen Gefässpflanzen, z. B. Alnus, Robinia, Polemonium, Dipsacus als nicht seltene Abnormität vorkommt, und bei Gartenvarietäten der Celosia cristata[2]) zu einer streng erblichen Entwickelungsweise geworden ist. — Blätter verwachsen weithin mit Zweigen, die oberhalb ihrer Mittellinie aus der sie tragenden Achse entspringen (die Stützblätter mit den Blüthenstielen in den Trauben von Cytisus Laburnum, in den Wickeln vieler Borragineen und Solanaceen, u. A. Omphalodes verna, Atropa Belladonna). Die Verwachsung von Blättern mit ihnen superponirten Blättern ist sehr häufig (Staub- und Kronenblätter der Petalostemonen, wie Labiaten, Personaten, Primulaceen u. v. A.), und noch häufiger die seitliche

---

Mehrzahl von Blattwirteln zu folgern, zeigen die S. 492 ff. aufgeführten Beispiele. Die Stellung der Fruchtblätter scheint sich zu richten nach der Stellung der Blattgebilde der Blüthe, welche zur Zeit des Auftretens der Karpelle auf das Ende der Blüthenachse eine zerrende Wirkung üben; es brauchen dies durchaus nicht nothwendig die den Fruchtblättern nächststehenden Blattgebilde zu sein. Die frühzeitige Anlegung der Fruchtblätter, selbst vor den Petalen, ist wahrscheinlich ein sehr verbreiteter, nur bei der plumpen Form der Karpellanlagen leicht zu übersehender Vorgang. — Aus der Betrachtung fertiger Zustände lässt sich über diese Fragen nichts Endgültiges ableiten. Man sehe z. B. die interessante Controverse zwischen Krause und Röper über die Frage »ist die Stellung der Fruchtblätter von der des vorausgehenden Blattkreises unabhängig?« in Bot. Zeit. 1846, p. 1 und p. 209.

1) Darwin, on Variation, London 1868, 2, p. 357.

2) Vergl. Moquin-Tandon, in De Candolle Prodr. 13, 2, 242. Die normale Form der Pflanze (C. castrensis L.) hat sitzende, eyförmig-zugespitzte Aehren.

Verwachsung unter einander der Blätter eines einfachen oder zusammengesetzten Wirtels (die 6 Blätter der Perigonien von Funkia, Convallaria, die 5 des Kelchs von Primula, die 5 der Corollen der meisten gamopetalen Dikotyledonen, die 5 des Staubblattkreises der Asclepiadeen, die 6 der zwei alternirenden Staubblattwirtel von Ruscus, die Karpelle parakarper und synkarper Pistille z. B.). Eine nicht seltene Erscheinung ist es, dass Theile, die bei einer gegebenen Pflanzenform verwachsen, bei einer im Uebrigen ihr sehr ähnlichen Pflanzenform getrennt sich entwickeln. Die Griffel von Bulbocodium z. B. sind zu einer Röhre verwachsen, die von Colchicum und Merendera sind frei von einander. Die Perigonialblätter von Loranthus europaeus stehen einzeln; bei L. chrysanthus Bl. und vielen anderen tropischen Arten der Gattung sind sie zu einer Röhre verwachsen. Die Staubblätter der Podalyrieen stehen frei, die der meisten anderen Papilionaceen sind sämmtlich, oder alle bis auf das eine median nach hinten stehende, mit den Basen der Filamente zu einem röhrenförmigen Gebilde verwachsen.

Ist die Intensität des Längenwachsthums in früher Jugend verwachsender differenter Sprossungen derjenigen ihres Dickenwachsthums nur wenig oder gar nicht überlegen, so erscheint das Verwachsungsprodukt als einfacher, an dem wachsenden Ende ungetheilter Körper, dem die Entstehung aus differenten Theilen nicht angesehen werden kann. Dieser Fall ist häufig als Jugendzustand verwachsener Blattwirtel, die einen gleichhohen Ringwall bilden, auf dessen oberem Rande erst späterhin die Spitzen der Einzelblätter (in Folge eines Nachlassens des Breitenwachsthums) hervortreten: Blattwirtel der Equiseten, Corollen von Primula, Globularia, Rubia und wahrscheinlich noch mancher andern Gamopetalen [1]). In manchen Fällen unterbleibt diese Differenzirung der Wachsthumsintensität, und das aus der Form des Ringwalls in die einer Röhre oder eines Kruges übergehende Gebilde zeigt einen ungetheilten Saum: Perianthium von Aristolochia [2]), Pistill von Primula. In solchen Fällen kann das Verwachsensein des Gebildes aus differenten Sprossungen nur aus der Analogie mit ähnlichen Formen gefolgert werden, so z. B. aus der von Aristolochia mit Asarum.

Es besteht kein thatsächlicher Unterschied zwischen der Bildung solcher Verwachsungen weiterhin sich differenzirender Sprossungen zu einem vom ersten Hervortreten an einfachen Körper, und zwischen der Anlegung einer einfachen Sprossung, aus welcher weiterhin von der ursprünglichen Entwickelungsrichtung wenig divergirende seitliche Sprossungen sich entwickeln. Die erste Annahme lässt zahlreiche, in nahezu parallelen Richtungen wachsende Gewebmassen durch intensives Dickenwachsthum zu einem einzigen Körper zusammenfliessen, um aus diesem weiterhin die einzelnen, ihn constituirenden Sprossungen bei abnehmendem Dickenwachsthum gesondert hervortreten zu lassen; die zweite lässt durch ein nach einer einzigen Richtung erfolgendes, von starkem Dickenwachsthum begleitetes Längenwachsthum eine Protuberanz bilden, aus welcher neue Sprossungen sich erheben. Die der Beobachtung zugänglichen Thatsachen sind für beide Auffassungen durchaus die nämlichen; welche von ihnen Platz greifen

1) Vergl. Barnéond, in Ann. sc. nat. 3. Sér. 8, p. 344. Die Angaben dieses Verf. sind mit Vorsicht aufzunehmen; seine Arbeit über Trapa (a. a. O. 9, p. 222) enthält Irrthümer der schwersten Art. In Bezug auf die oben genannten Familien stimmen die Angaben Payer's und meine eigenen Beobachtungen mit denen Barnéond's überein.

2) Payer, Organogénie, Taf. 91.

soll, ist im gegebenen Falle eine Frage der Convenienz; eine Frage, welche durch Vergleichung der Entwickelung analoger Bildungen der Entscheidung nahe gebracht werden kann. Wenn die Richtung des Längenwachsthums der einzelnen Sprossungen von derjenigen der ursprünglichen einfachen Protuberanz erheblich differirt, dann kann kein Zweifel darüber obwalten, dass man es mit absolut neu auftretenden Bildungen zu thun hat. Die Bündel (Phalangien) der Staubgefässe der Tiliaceen und Hypericineen z. B. sind unzweifelhaft zusammengesetzte Blätter, deren Abschnitte zu Staubgefässen sich ausbilden; und nicht Verwachsungsprodukte zahlreicher Einzelblätter. Denn die Entwickelungsrichtung der unteren der in axipetaler Folge sich entwickelnden Sprossungen muss nothwendig von derjenigen des Endstücks weit abweichen, welches die primäre Entwickelungsrichtung einhält. Zweifelhafter ist die Natur der Phalangien von Staubblättern der Gattungen Melaleuca, Calothamnus und Verwandter. Die einzelnen Staubgefässe entwickeln sich in axifugaler Folge; sie spreizen mässig von der Mediane der Phalanx. Bei nahe stehenden Formen finden sich unzweifelhafte Wirtel (vielzählige) einzelner Staubblätter (so bei Punica Granatum). Gleichwohl müssen diese Bündel als zusammengesetzte Blätter gedeutet werden; nicht allein wegen der immerhin nicht unerheblichen Divergenz der einzelnen Abschnitte von der Medianlinie, sondern auch wegen der grossen Zeitdifferenz zwischen dem Auftreten der untersten und der obersten der Abschnitte, und wegen des entscheidenden Umstandes, dass die ursprüngliche Protuberanz an Länge noch zunimmt, nachdem die ersten seitlichen Sprossungen über ihre Fläche hervortraten, — entscheidend weil er beweist, dass bei Fortdauer des Wachsthums in der ursprünglichen Richtung in völlig neuen, von dieser divergirenden Richtungen Sprossungen gebildet werden.

Die meisten Verwachsungen finden zwischen sehr jugendlichen, in Berührung mit einander tretenden Sprossungen statt. An sehr jungen Gebilden findet sich eben am häufigsten die zum Gelingen der Verwachsung nöthige Homogeneität der Oberfläche. Doch fehlt es auch nicht an Beispielen der Verwachsung älterer, weit entwickelter Bildungen. Dahin gehört — um einige recht schlagende Fälle zu nennen — die Verwachsung zweier Endosperme in den Fruchtknoten solcher Blüthen von Viscum album, in denen zwei Embryosäcke befruchtet wurden; die Verwachsung der sich berührenden Stellen der Rückenflächen der nach Innen gewendeten Kotyledonen der Embryonen, welche in diese Endosperme eingeschlossen sind[1]; die Verwachsung der Fruchtknoten der beiden seitlichen Blumen der Inflorescenz, welche durch eine fehlschlagende Gipfelblüthe ursprünglich getrennt sind, wie sie bei Lonicera alpigena regelmässig, bei Lonicera tatarica gelegentlich eintritt, die nicht seltene Verwachsung zweier Früchte, die von benachbarten differenten Blumen stammen, bei Pyrus Malus; das Anwachsen der Aussenfläche der Samenschale an die Innenfläche der Fruchtwand in der reifenden Frucht der Gräser. — Die Verwachsungen, welche bei Ueberwallungen der Wunden von Holzpflanzen, nach dem Eindringen der Wurzeln parasitischer Gefässpflanzen in das Gewebe des Wirthes stattfinden, gehören nicht hieher. Sie vollziehen sich zwischen sehr jugendlichen Geweben, nach Verdrängung oder Verflüssigung zwischenliegender älterer Gewebe.

1) Decaisne, Mém. Acad. Bruxelles, XII, Taf. 2, Fig. 27—31

Von den Verwachsungen streng zu unterscheiden ist eine Reihe von Bildungen, welche im fertigen Zustande Verwachsungen ähneln, aber einen wesentlich anderen Entwickelungsgang haben: die becherförmigen Gestaltungen von Achsenenden, welche — nach Herstellung der Becherform durch hohe Steigerung des Dickenwachsthums nahe unter dem Scheitel, und dadurch bewirkte Bildung eines der Achse angehörigen, deren Scheitelpunkt umgebenden Ringwalles (S. 407) — auf diesem Ringwalle, seiner Aussenfläche, oder seinem oberen Rande, oder seiner Innenböschung, eine Vielzahl von Blattgebilden anlegen, die verschieden weit vom Scheitelpunkte der Achse entfernt sind. Dies ist der Gang der Entwickelung der meisten Blüthen, welche mit sogenannten unterständigen Fruchtknoten oder Kelchröhren versehen sind. Die Aushöhlung der Blüthenachse ist schon zu der Zeit vorhanden, zu welcher die ersten, äussersten Wirtel der Staubblätter von Rosaceen, Myrtaceen, Oenothereen, Lythrarieen, Cacteen angelegt werden. Wenn die Blüthenachse von Iris, Echinops, Galium, überhaupt der allermeisten epigynen Blüthen hohl zu werden beginnt, sind die Fruchtblätter noch gar nicht aus ihr hervorgesprosst. — Derartige Aushöhlungen der Blüthenachsen sind zu Anfang allerwärts nur seicht. Ihre oft sehr beträchtliche schliessliche Tiefe verdanken sie dem Eintritte eines intercalaren Längenwachsthums, welches in den allermeisten Fällen auf einen Gewebegürtel des ausgehöhlten Theils der Achse sich beschränkt, und nur in einzelnen Formenkreisen auf die basilare Region der dem Walle aufsitzenden Blattgebilde sich mit erstreckt. So bei den Melastomaceen. Bei vielen derselben, Centradenia, Heterocentron z. B. verwachsen dorsale Wülste der, auf der Innenböschung des hohlen Achsenendes entstehenden Fruchtblätter mit dieser Böschung auf eine sehr kurze Strecke, so dass acht flache Gruben im Umkreise der Fruchtblätter gebildet werden. In das Gewebe der diese Gruben trennenden und umgebenden Gewebmassen erstreckt sich das weiterhin eintretende intercalare, der Blüthenachse parallele Wachsthum, so dass acht, tief zwischen Rückenflächen der Fruchtblätter und Innenböschung der hohlen Blüthenachse herab reichende Löcher gebildet werden, in welche hinein die abwärts sich krümmenden Antheren wachsen. — Die ältere Morphologie fasste derartige Vorkommnisse als Verwachsungen consecutiver Blattkreise der Blüthen auf. Seit der Ermittelung der Thatsache, dass die Blüthenachse hohl ist, bevor die angeblich mit weiter nach Aussen stehenden Blattgebilden verwachsenen Blätter in die Erscheinung treten, ist jene Auffassung völlig unzulässig [1]).

§ 18.

Begränztheit der Lebensdauer aller Pflanzentheile.

Kein Theil einer Pflanze hat eine unbegränzte Existenz. Der Vegetation eines jeden ist ein endliches Ziel gesetzt, wenn auch in manchen Fällen ein weit hinaus liegendes. Die anscheinend unbegränzte Dauer mancher Pflanzentheile, der Stämme langlebiger Bäume z. B., deren Dasein nur durch äussere, zufällige Schädlichkeiten beendet wird, beruht auf der steten Erneuerung von Mänteln von Gewebe unter der Oberfläche des Gebildes, während dessen Substanz vom Cen-

1) Schleiden, Grundz. 1. Aufl. S. 252.

trum und von der Peripherie her stetig abstirbt. Im Cambium wird neues Holz, neue secundäre Rinde fort und fort gebildet. Das alte Holz im Centrum wandelt sich zu Kernholz um, vermodert endlich. Die Rinde blättert Kork- oder Borkenstücke ab (in seltenen Fällen, bei Viscum album, auch nur Stücke der Aussenflächen der sehr dick werdenden Epidermiszellenmembranen); innerhalb der Gränze, bis zu welcher die Abblätterung reicht, findet Wachsthum und Vermehrung der Zellen, also Neubildung, in transversaler Richtung statt (und zwar ganz vorzugsweise innerhalb der Rindenmarkstrahlen), so dass die Rinde in ihren äusseren Theilen dem Dickenwachsthum des Holzes Schritt hält.

Ganz allgemein sterben die älteren Theile der Pflanzen ab in Richtung des bevorzugtesten Wachsthums; so dass das Absterben in Richtung der Hauptachse, von hinten her nach vorn oder von unten nach oben fortschreitet. Die Erscheinung ist vielfach verdeckt bei Pflanzen mit lange und kräftig vegetirender Hauptwurzel durch die Entwickelung dieser. Aber auch bei solchen ist jene Erscheinung vorhanden auf den mittleren Entwickelungszuständen der embryonalen Achsen. Die zu Embryoträgern gewordenen Vorkeime, die älteren hinteren Theile der embryonalen Achsen, wie sie allen Blüthenpflanzen ohne Ausnahme zukommen, beendigen ihr Leben noch vor Eintritt der vollen Reifung des Samens. Ihre Zellen füllen sich nicht mit Reservenahrungsstoffen, sie collabiren und verschrumpfen (Coniferen z. B.), oder verdicken sich excessiv (Crocus z. B), oder sie werden verflüssigt (Lupinus z. B.). Wo eine Hauptwurzel fehlt, oder wo sie nur kurze Zeit vegetirt, da ist das nach dem Scheitel hin stetig fortschreitende Absterben älterer Theile der Hauptachsen höchst augenfällig: bei allen Zwiebelgewächsen, den Palmen, Farrnkräutern, Lycopodiaceen z. B.

Die Achsen, welche mit Blüthen endigen, leben nur eine, höchstens zwei Vegetationsperioden. Auch viele vegetative Achsen functioniren nur während einer Vegetationsperiode; sie sterben nach derselben bis auf ein basilares Stück ab, welches der Weiterentwickelung fähige Knospen trägt (perennirende Gewächse oder Stauden), oder sie gehen nach Ablauf der Vegetationsperiode ganz zu Grunde (annuelle Gewächse). Selbst zahlreiche Bäume und Sträucher lassen die Endstücke ihrer beblätterten Zweige regelmässig abfallen, z. B. Tilia, Catalpa, Sambucus. Bei Taxodium distichum fallen im Spätherbst alle schwächern Zweige der heurigen Sprossen am Grunde ab; nur die Hauptsprossen (Ruthen bleiben stehen und entwickeln im nächsten Jahre aus bis dahin ruhenden blattachselständigen Seitenknospen neue schmächtige Sprossen, die im Herbste nicht bis zum Grunde abfallen, sondern aus dem, wenige Vorblätter und Seitenknospen tragenden basilaren Stücke in künftigen Jahren weitere Zweige austreiben, u. s. f.[1]. Die Seitenzweige mit unentwickelten Internodien der Kiefern, die schwächeren (meist auch gestauchten) Seitenzweige der Eichen, Ulmen, Pappeln, Weiden und vieler anderer Laubhölzer werden nach zwei- bis mehrjähriger Existenz von den stärkeren Aesten abgestossen; bei den Laubhölzern nahe über dem Grunde, aber so, dass noch einige ruhende Knospen erhalten bleiben. Nicht selten haben solche Absprünge sehr beträchtliche Dimensionen, bei Quercus bis zu $2\frac{1}{4}$ Fuss, bei Populus canescens bis zu $3\frac{1}{2}$ Fuss Länge[2]. Vielfach endigen Seitenachsen von Holzpflanzen auch dadurch ihr Leben, dass sie bei Beschattung von obenher und

1) A. Braun, in bot. Zeit. 1865, p. 114. — 2) Röse, ebendas. p. 112.

durch Verkümmerung der Saftzufuhr vermöge der Einpressung ihrer basilaren Stücke in das Holz des rasch sich verdickenden Stammes verkümmern und abdorren; so z. B. im Schluss wachsende Fichten und Tannen.

Für Blattgebilde ist die Beschränkung der Existenz auf eine oder wenige Vegetationsperioden die beinahe ausnahmslose Regel. (Die Gewächse, deren Laubblätter länger als eine Vegetationsperiode, bis nach Beginn der Entfaltung der beblätterten Sprossen des nächsten Jahrgangs an der Achse in lebendigem Zustande verharren, nennt man immergrüne.) Die Dauer der Lebenszeit der Blätter einer gegebenen Pflanzenform hängt vielfach von klimatischen Einflüssen ab. Rubus fruticosus z. B. ist im unteren Neckarthal immergrün, indem er seine grün bleibenden (rothe Färbung ist der grünen während des Winters beigemengt) vorjährigen Blätter erst Anfang Mai verliert; in Norddeutschland ist er winterkahl. Nur sehr wenige Blattgebilde sind so langlebig, wie die Pflanze, der sie angehören: so die einzigen Laubblätter, welche die Gnetacee Welwitschia mirabilis in Zweizahl entwickelt. Sie sind die Kotyledonen der embryonalen Achse, welche durch dauerndes intercalares Wachsthum der basilaren Region fort und fort an Länge und Breite zunehmen, an den Spitzen allmälig absterbend. Die Vegetation der einzelnen Gewebmassen dauert auch hier nur eine beschränkte Zeit; die anscheinend unbegränzte Dauer beruht auch hier auf dem steten Hinzutreten eingeschalteter Neubildungen zu den vorhandenen Theilen [1]. — Ferner gehört hieher die Gesneracee Streptocarpus polyanthus. Sie entwickelt ein einziges Laubblatt, ein dem Boden dicht aufliegendes Gebilde von etwa Handgrösse, fester fleischiger Textur. Dieses Blatt ist der eine der beiden Kotyledonen (der andere verkümmert); es lebt bis zur Fruchtreife der einjährigen Pflanze.

Sehr viele Pflanzen werfen Theile ihres Körpers ab, die sich in saftreichem, lebendigem Zustande befinden. Viele Bäume und Sträucher lassen um die Mitte des Sommers die mit (noch nicht ausgewachsenen) Blättern besetzten Endstücke ihrer längeren heurigen Sprossen abfallen, in der Regel ohne dass diese zuvor verdorrten. So z. B. Tilia, Gleditschia, Syringa, Sambucus, Ailanthus u. v. A. Die meisten Laubbäume mit herbstlichem Blattfall stossen ihre Blätter in zwar verfärbtem, aber noch saftigem, frischem Zustande ab; insbesondere ist die Stelle, an welcher die Abtrennung erfolgt, oft strotzend von Flüssigkeit, so dass diese in Tropfen über die Trennungsfläche tritt, wenn man kurz vor dem durch die eigene Last bewirkten Fall ein Blatt z. B. von Pavia macrostachya vom Zweige abnimmt. Die Blättchen vieler zusammengesetzter Blätter fallen in analoger Weise vom gemeinsamen Blattstiel ab. Sehr viele Blumenkronenblätter, ganze Corollen, viele Früchte oder Fruchtstände lösen sich in vollkommen saftreichem, anscheinend noch lebensfähigem Zustande der Verbindungsstelle von der tragenden Pflanze, so z. B. die Petala von Papaver, Pyrus Malus, die Corolle von Digitalis, die Frucht von Prunus domestica, der Fruchtstand von Ficus carica. Die Abtrennung geschieht in allen derartigen Fällen in einer die Basis des abfallenden Theils quer durchsetzenden Gewebschicht ohne erhebliche Zerreissung von Zellmembranen. Der abfallende Theil hinterlässt eine glatte Narbe. Es kommt dieser Vorgang dadurch zu Stande, dass die parenchymatischen und in ihren Wänden nicht verdickten prosenchymatischen Zellen der Gewebplatte, innerhalb welcher die

---

1) J. D. Hooker, Transact. Linn. Soc. 24, p. 17 der Abhandlung.

Loslösung stattfinden soll, unter reichlicher Anhäufung von Protoplasma (zum Theil auch von Amylum) in ihrem Inneren wiederholt durch Wände sich theilen, welche meistens der künftigen Trennungsfläche parallel sind. So entsteht eine die Basis des zur Abstossung bestimmten Theils quer durchsetzende, von zwei parallelen Flächen begränzte Gruppe (oft nur eine Doppelschicht) relativ kleiner Zellen: eine Trennungsschicht. Die Membranen der Zellen der Mittelregion dieser Gruppe zeigen ein gesteigertes Flächenwachsthum. Sie runden die einander zugewendeten Flächen zu Segmenten von Kugelmänteln ab. Dadurch wird der parenchymatische Verband zwischen den Zellen grösstentheils aufgehoben; es bildet sich ein System den Pflanzentheil quer durchsetzender, safterfüllter Intercellularräume. Nur durch die Epidermis und die dickwandigen Gewebtheile der Gefässbündel oder des Holzes wird noch der Zusammenhang des abzustossenden Theils mit dem tragenden erhalten. Endlich reisst dieser Zusammenhang, gesprengt durch das Wachsen der sich rundenden Zellen der Trennungsschicht, oder durch die Schwere des abfallenden Theils, oder durch einen äusseren Anstoss; und die Abwerfung ist vollendet [1]. Längeres Verweilen in Dunkelheit und in wasserdunstgesättigter Atmosphäre bringt die Bildung von Trennungsschichten in der Basis, und das Abfallen auch solcher Pflanzentheile zuwege, die unter normalen Verhältnissen noch monatelang im lebendigen Zusammenhange mit den tragenden Gebilden geblieben sein würden, z. B. junger Laubblätter, junger Blüthen [2].

Die von dem abfallenden Theile hinterlassene Narbe wird meist durch eine Korkschicht geschützt (deren Anlegung bei manchen fallenden Blättern schon vor der Abstossung beginnt), theils überwallt; Vorgänge deren Erörterung dem, die Anatomie der vielzelligen Gewächse behandelnden Abschnitte dieses Buches vorbehalten ist. Eine Reproduction, eine Wiederbildung des abgestossenen Theils an der nämlichen Stelle ist ein Vorkommen von äusserster Seltenheit. Ich vermag nur einen, sicher festgestellten derartigen Fall anzuführen: die Abwerfung der hutförmigen Ausbreitung des Scheitels der einzelligen Alge Acetabularia im Herbste, und die Neubildung desselben durch das Wachsthum der die Abtrennungsstelle verschliessenden Scheidewand im nächsten Frühling [3]. Zur Noth könnte man auch die Bildung der an den Basen nachwachsenden Sporenketten der Aecidien unter diesen Gesichtspunkt bringen.

§ 19.

Metamorphose.

Die zusammengesetzter gebauten Pflanzen zeigen eine Vertheilung verschiedener Verrichtungen an differente Gebilde; eine Theilung der Arbeit unter consecutive Sprossungen gleicher Würde oder unter solche Sprossungen verschiedenen Ranges. Bestimmte Achsen, bestimmte Blätter oder Blatttheile, bestimmte Haargebilde haben eigenartige Verrichtungen zu vollziehen; Functionen, denen ihre ganze Beschaffenheit angepasst ist. Sprossungen, die sich als gesonderte Glieder des Pflanzenkörpers darstellen, versehen den Dienst besonderer Werkzeuge oder Organe.

1) Inman, Proc. Liverp. Soc. 4, p. 84. — v. Mohl, Bot. Zeit. 1860, p. 1, 132.
2) v. Mohl, a. a. O. p. 273. — 3) Woronin, Ann. sc. nat. 5e S. 16, p. 200.

Die beiden ersten Blätter der Achse des Embryo der Castanea vesca z. B. functioniren als Behalter der Reservenahrung. Die nächsten, Stipelnpaare, deren medianer Theil verkümmert ist, schützen die Endknospe der jungen Keimpflanze. Eine adventive Achse, zur Wurzel modificirt, die in der Hauptachse entgegengesetzter Richtung sich entwickelt, führt dem Pflänzchen flüssige Nahrung zu. Die weiterhin sich entfaltenden Blätter entwickeln eine chlorophyllreiche Lamina, welche das Geschäft der Assimilation anorganischer Nahrung vollzieht. In späteren Jahren werden aus bestimmten Achsen Gruppen von Blattgebilden entwickelt, welche unmittelbar oder mittelbar zur Fortpflanzung dienen — Organe der Blüthe.

Die Modificationen der Entwickelung, welche nach einander entstehende Achsen–, Blatt– und Haargebilde erfahren, um verschiedenartigen Verrichtungen angepasst zu sein, treten oft plötzlich ein, oft auch sind sie durch allmälige Uebergänge vermittelt. Immer aber ist es ausführbar, jedes Organ, jedes Werkzeug der Pflanze auf eine Sprossung einer jener drei Rangstufen, oder auf den Theil einer solchen Sprossung zurück zu führen. Die Umwandlung und Anpassung von successiv sich entwickelnden Achsen–, Blatt– und Haargebilden zu Organen eigenartiger Beschaffenheit und Verrichtung, wie sie im Entwickelungsgange jeder irgend complicirter gebauten Pflanze sich vollzieht, nennt man seit Göthe [1]) die M e t a m o r p h o s e der Pflanzen; die Aneinanderreihung von Stängelgebilden mit seitlichen Bildungen differenter Function die S p r o s s f o l g e. Die grossen Züge dieses, bei den verschiedenen Pflanzenformen in bunter Mannichfaltigkeit auftretenden Lebensganges werden im nächsten Abschnitte dieses Buches von kundigster Hand geschildert werden.

§ 20.

Constanz der Formen.

Jede Pflanze vergrössert ihr Volumen, so lange sie überhaupt lebt. Während der irgend energischen Vegetation eines Gewächses, während dasselbe fremde Substanz sich assimilirt, bildet es neue Theile, w ä c h s t es. Die Zeiten des Wachsens können von Perioden der Ruhe unterbrochen sein, von Zeitfristen, während deren die Aufnahme fremder Substanz in das Innere der Pflanze, die Entfaltung und Anlegung neuer Theile unterbleibt. Diese Ruhezeiten haben aber keine unbegränzte, — und soweit sichere Beobachtungen vorliegen überhaupt nur eine kurze Dauer. Alle Lebensthätigkeit der Pflanze stellt sich äusserlich als eine Entwickelung, als ein Werden, als die Hinzufügung neuer Theile zu den in einem gegebenen Zeitpunkte vorhandenen dar.

Die Beobachtung zeigt, dass die Unterbrechungen der Vegetation, welche bei vielen Moosen, Flechten und manchen Pilzen durch Austrocknen der in voller Lebensthätigkeit stehenden Pflanzen hervorgerufen werden können, nur kurze Zeit dauern dürfen, wenn nicht die Weiterentwickelungsfähigkeit vernichtet werden soll. Einige Beispiele: Peltigera canina kann eine Austrocknung vertragen, welche soweit geht, dass die Flechte zu Pulver zerrieben werden kann. Sie lebt wieder auf, auch wenn sie 2 Monate lang trocken aufbewahrt wurde. Wird sie aber nach 5monatlicher Trockenheit wieder befeuchtet, so nimmt sie zwar das Aussehen einer lebenden Pflanze an, fault aber. — Hypnum cupressiforme lebt nach 1monatlicher Austrocknung nicht wieder auf; Metzgeria furcata wird durch 2wöchentliche Aufbewahrung im Trocknen getödtet. — Die auf der Rinde von Buchenscheiten, welche 6—7 Monate gelegen haben, vor-

1) v. Göthe, Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, Gotha 1790.

kommenden Flechten und Moose sind sammt und sonders todt, abgesehen von etwa vorhandenen Fortpflanzungszellen.

Die Entwickelungsfähigkeit vieler Brutknospen, Samen und Sporen erträgt weit längere Unterbrechungen der vegetativen Thätigkeit. Aber die Dauer der »Keimfähigkeit« ist nirgends unbegränzt, und wird vielfach weit überschätzt. Die Früchte der Cupuliferen, die Samen von Aesculus lassen sich nur wenige Wochen keimfähig aufbewahren. Vieljährige Dauer der Keimfähigkeit ist ein so seltener Fall, dass die Aufbewahrung von Sämereien, die älter sind als 5 Jahre, gar nicht der Mühe lohnt. Wirklich verbürgte Beobachtungen der Keimung sehr alter Samen oder Sporen liegen nur wenige vor. Hier einige: Ueber 60 Jahre erhielten sich Samen der Mimosa pudica im pariser botanischen Garten keimfähig [1], Secale cereale soll aus 140jährigen Körnern gekeimt sein [2]. Sporen von Farrnkräutern, welche Forster auf Cook's zweiter Reise gesammelt hatte, keimten, nachdem sie 60 Jahre im Herbar gelegen. Die Wurzeln eines alten Maulbeerbaums, die nach dem Fällen desselben unter dem Boden geblieben waren, schlugen 26 Jahre später zum ersten Male wieder aus [3].

Die absolut neue Bildung pflanzlicher oder thierischer Organismen, das Zusammentreten unorganisirter Materie zu einer Pflanze oder einem Thiere (oder dem Keime, der ersten Zelle eines Organismus) ist bisher der Beobachtung unzugänglich gewesen. Neue Organismen entwickeln sich erfahrungsmässig nur aus Keimen, aus abgetrennten Theilen (Zellen oder Zellengruppen) bereits vorhandener Organismen. Es entstehen, soviel man sicher weiss, keine neuen Pflanzen; es pflanzen sich lediglich Gewächse fort, welche existirt haben oder noch existiren. Die Individuen, welche aus Keimen (Samen, Brutknospen, Sporen) sich entwickeln, sind in der Regel den Individuen ähnlich, von welchen diese Keime stammen. Die neuen Theile, welche die Tochterpflanze im Laufe ihrer Vegetation bildet und entfaltet, sind von ähnlicher Gestalt wie die der Mutterpflanze, und die Reihenfolge des Auftretens dieser Theile ist bei beiden annähernd die nämliche. Nicht minder sind die Sprossen, welche eine Einzelpflanze von mehrjähriger Lebensdauer in späteren Vegetationsperioden entwickelt, im Allgemeinen denjenigen ähnlich, welche sie in früheren Perioden hervorbrachte. So zeigt uns schon die alltägliche Beobachtung in der Entwickelung der Pflanzen Beständigkeit in der Wiederkehr der Formen von Individuen gemeinsamer Abstammung und von gleichartigen Sprossen derselben Einzelpflanze. Unter Umständen erstreckt sich diese Constanz der Form über sehr weite Zeiträume und durch sehr lange Reihen von Generationen hindurch.

Die in altägyptischen Mumiensärgen durch Passalacqua aufgefundenen Pflanzenfragmente und Früchte zeigten bei sorgfältigster Vergleichung keinerlei Verschiedenheit von Pflanzen, welche jetzt noch in jenen Gegenden vorkommen. Die sicher zu bestimmenden (alle bis auf drei waren: Knollen von Cyperus esculentus, Blüthenschaft von Cyperus Papyrus, Früchte von Triticum vulgare, Phoenix dactylifera, Hyphaene thebaïca, Mimusops Elengi, Balanites aegyptiaca, Vitis vinifera, var. monopyrena, Punica Granatum, Juniperus phoenicea, Samen von Physalis somnifera, Ricinus communis; beblätterte Zweige von Olea europaea; ein Blatt von Ficus Sycomorus (aus dem Holze dieses Baums sind die meisten Mumiensärge gemacht [4]. — Digitalis purpurea fl. albo blieb bei Aussaat 30 Jahre lang constant; Dipsacus Fullonum (den ich als Culturvarietät des Dips. silvestris betrachte) 60 Jahre lang. Die Formen von Daphne

1) Decandolle, Pflanzenphysiol. übers. v. Röper, 2, p. 259. — 2) Ebendaselbst.
3) Dureau de la Malle, in Ann. sc. nat. 1e S. 9, p. 329.
4) Kunth, in Ann. sc. nat. 1e Sér. 8 (1826), p. 418.

Mezereum mit weisser Blüthe und gelber Frucht, und die mit violettrother Blüthe und scharlachrother Frucht blieben bei der Aussaat stets beständig[1]).

Jahrtausende alte Abbildungen oder Reste von Cerealien aus China und Aegypten stimmen genau überein mit den zur Jetztzeit in diesen Ländern cultivirten Formen. Die langdauernde Formbeständigkeit solcher, nur durch Samen fortgepflanzter und in grossen Massen gesellig gebauter Gewächse würde auch daraus sich erklären lassen, dass bei der Befruchtung durch den vom Winde getragenen Pollen anderer Individuen etwa eingetretene kleine Formdifferenzen stetig wieder ausgeglichen würden. Ungleich bedeutungsvoller aber ist die Thatsache, dass die viele Jahrtausende alten Pflanzenreste aus den vulkanischen Tuffen, denen die Hauptmasse des Aetna aufgelagert ist; dass ferner die pflanzlichen Petrefacten der Canstatter Tuffe, der Schieferkohle von Uznach, mit zur Zeit noch lebenden Pflanzenformen aufs Genaueste übereinstimmen, und dass selbst sehr viele Pflanzen der Tertiärperiode nur geringfügige, einige selbst gar keine Unterschiede von Jetzlebenden zeigen[2]).

§ 21.

Variabilität.

Die Beständigkeit der Formen ist keine absolute, weder bei der Fortpflanzung durch Samen und Sporen, noch bei der Hervorbringung neuer Sprossen an demselben Pflanzenstocke. Es treten im Laufe der Entwickelung einer Pflanze nicht selten neue Theile auf, deren Formen oder sonstige Eigenschaften von den gewohnten abweichen. Im Gegensatze zu der Benennung: Species oder Art, unter welcher die Gesammtheit der einander sehr ähnlichen Individuen gemeinsamer (beziehendlich muthmaasslich gemeinsamer) Abstammung verstanden wird, werden derartige Bildungen Varietäten, Abartungen genannt, wenn die Unterschiede derselben von den bis dahin gewohnten nicht sehr beträchtlich sind; Monstrositäten oder Missbildungen aber, wenn die Differenz eine sehr augenfällige ist. Die Unterschiede sind nur quantitativ; und es wird denn auch von verschiedenen Seiten eine und dieselbe von der gewohnten abweichende Form von der einen als Varietät, von der andern als Monstrosität bezeichnet — so z. B. die einblättrige Erdbeere, die Form der Celosia cristata mit fasciirter Inflorescenz. — Solche Abweichungen von der gewohnten Entwickelungsweise kommen zwar sowohl bei der Bildung neuer vegetativer Auszweigungen vor, als auch bei der Vermehrung der Gewächse durch Eizellen in weitestem Sinne (der Fortpflanzung durch Keime, welche auf irgend einer Periode der Entwickelung freie Tochterzellen des mütterlichen Organismus sind). In dem letzteren Falle ist aber die Bildung von Varietäten oder Monstrositäten erfahrungsmässig häufiger, als im ersteren.

In einigen Fällen kann die nächste Ursache der Abweichung von dem gewohnten Entwickelungsgange erkannt werden. Die Anwesenheit pflanzlicher oder thierischer Schmarotzer ändert vielfach Gestalt und Eigenschaften der von ihnen befallenen Pflanzentheile (§ 25). Die Stellung eines sich entwickelnden Pflanzentheils zur Lothlinie ist vielfach von entscheidendem Einfluss auf die Form desselben (§ 23). Ebenso die Intensität der denselben treffenden Lichtstrahlen, oder die Richtung der stärksten ihm werdenden Beleuchtung (§ 24). Wird die eine

1) Miller, Diction. II, p. 50, 60, 4.
2) Heer, Unters. üb. Klima u. Veget. d. Tertiärlandes, Zürich 1860.

oder die andere in ungewohnter Weise geändert, so ändert sich die Gestalt des Gebildes. Nicht minder kann mechanischer Druck, welchen ein in der Entwickelung begriffener Pflanzentheil erleidet, seine Gestalt dauernd aufs Wesentlichste beeinflussen (§ 26). Endlich ist jede Bastardzeugung von mächtiger Einwirkung auf Formen und Eigenschaften der aus ihr stammenden Nachkommenschaft[1]. Aber zu welch beträchtlicher Zahl derartige Beispiele sich häufen lassen mögen, so bilden sie doch immer nur eine geringe Minderheit gegenüber der grossen Zahl der Fälle, in welchen uns eben nur das Endresultat der formbestimmenden Kräfte bekannt wird; — in denen die Ursache der Abweichung von dem hergebrachten Entwickelungsgange uns eben so unbekannt ist, als die Ursache der relativen Beständigkeit in der wiederkehrenden Aufeinanderfolge bestimmter Entwickelungsformen. Wie dem aber auch sei; es ist darum nicht minder ein Bedürfniss des menschlichen Geistes, eine Vorstellung sich zu bilden über die Bedingungen der Formgestaltung wachsender Organismen im Allgemeinen. Es seien einige Bemerkungen über diesen Gegenstand gestattet. — Der wachsende Keim (im weitesten Sinne: als entwickelungsfähiger Theil eines bestehenden Organismus genommen) eignet sich von Aussen her ihm zukommende neue Substanz an, und vermehrt durch ihre Aufnahme seine Masse und sein Volumen. Dies geschieht unter dem Einflusse der bereits vorhandenen organisirten Substanz des Keimes, der Art, dass die neu aufgenommene der vorhandenen in ihren Eigenschaften verähnlicht, assimilirt wird. Die Formen, zu welchen gleichartige Keime (solche sehr ähnlicher stofflicher Zusammensetzung und Structur, was im Allgemeinen mit solchen gleicher Abstammung zusammentrifft) sich entwickeln, sind einander sehr ähnlich, dafern die äusseren Verhältnisse ähnliche sind, unter welchen die Entwickelung erfolgt. Die Erfahrung lehrt, dass in dieser Beziehung für viele Pflanzenformen ein ziemlich weiter Spielraum besteht; dass z. B. die Samen einer Pflanzenart wie etwa Urtica urens oder Sonchus oleraceus auf sehr verschiedenen Standorten und in sehr verschiedenen Klimaten zu nahezu den nämlichen Formen sich entfalten. Aber gleichgültig sind derartige Verschiedenheiten der äusseren Einflüsse für die Formengestaltung keineswegs, wie z. B. die Differenzen der Formen in alpinen Regionen entwickelter Individuen von denen in tiefen Lagen gewachsener gleicher Art zeigen. Es ist sehr möglich (mannichfache Erfahrungen deuten darauf hin), dass gewisse Agentien, welche im ersten Momente der Anlegung einer Neubildung, insbesondere einer Eyzelle, in ungewohnter Weise einwirken, oder deren beim gewohnten Gange der Entwickelung in jenen Momenten stattfindende Einwirkung ausnahmsweise unterbleibt, dadurch einen die weitere Entwickelung der Neubildung erheblich modificirenden Einfluss üben. Als solche Agentien nenne ich beispielsweise das Licht, die Schwerkraft, die Electricität, mechanische Erschütterungen, die Reizung, welche eine Blume oder ein Pistill um die Zeit der Zeugung durch den Besuch eines Insects bestimmter Art, oder durch die Mitbestäubung der Narbe durch einen ganz fremden, specifisch bestimmten, an dem Acte der Befruchtung als solchem unbetheiligten Pollen erfahren kann[2]).

1) Das Nähere hierüber wird im 3. Bande dieses Handbuchs dargelegt werden.

2) Details hierüber beizubringen ist noch nicht an der Zeit; vollständig ermittelte Thatsachen liegen nur in Beziehung auf den letzten Punkt mir vor. Sie sollen im dritten Bande dieses Buchs besprochen werden.

Es ist ferner denkbar und es wird durch eine Reihe von Thatsachen wahrscheinlich (§ 22), dass solche ungewohnte Einwirkungen, zu verschiedenen Zeiten gelegentlich ganz in derselben Art sich wiederholend, die Keime einer gegebenen Pflanzenform treffen; oder dass eine vor Generationen gewohnt gewesene, aber durch Aenderung der Verhältnisse zu einer ungewohnten gewordene Einwirkung gelegentlich einmal wiederkehre und dann den alten Effect hervorbringe. Diese Unterstellungen — ihre Grundlagen sind nicht neu, im Gegentheil so sehr Gemeingut der Naturforschung, dass ich nicht wüsste, welchen Schriftsteller ich als ihren Autor zu citiren hätte — reichen aus, wie mir scheint, die Formbeständigkeit wie die Variabilität in der Fortpflanzung der Organismen begreiflich zu machen; insbesondere das wiederholte Auftreten derselben Varietät einer gegebenen Pflanzenart, und den Atavismus (das Vorkommen von Rückschlägen: Nachkommen einer Varietät bekannter Abstammung, welche der Stammform ähnlich sind). Dasselbe kann ich nicht finden in Bezug auf die von Darwin in neuester Zeit aufgstellte Hypothese des Vorhandenseins in jedem Organismus äusserst zahlreicher und äusserst kleiner, mit der Tendenz zur Fortentwickelung zu bestimmten, unter sich sehr verschiedenen Formen ausgerüsteten Keimchen (gemmules), von denen in Neubildungen solche aller Art eintreten, aber unter Umständen Generationen hindurch in einem Schlummerzustand verharren sollen [1]. Mir scheint diese Vorstellung nicht allein äusserst verwickelt, wie ihr Autor selbst sie nennt, sondern auch nur als eine weitere Hinausschiebung der Frage nach der Ursache, nur als eine Umschreibung der alten Präformationstheorie, nach welcher z. B. die Keime aller verstorbenen, lebenden und künftigen Menschen, in einander geschachtelt, schon bei der Schöpfung unserer Urmutter Eva mitgeschaffen wurden.

Beglaubigte Berichte über das Auftreten neuer Formen liegen nicht eben viele vor. Die Durchmusterung der besseren der Gartenkultur gewidmeten Zeitschriften lieferte mir nur eine spärliche Ausbeute. In den pomologischen Werken ist kaum je Näheres über den Ursprung einer neuen Sorte angegeben [2]. Es möge dahingestellt bleiben, ob jene Schweigsamkeit der Kunstgärtner ihren Grund in dem irrigen Glauben hat, dass geschäftliche Rücksichten zur Geheimnisskrämerei in Bezug auf diesen Gegenstand nöthige. Gewiss ist, dass die Erfahrungen eines Jeden, der eine längere Reihe von Jahren mit Gartenbau sich beschäftigte, und die verbürgten Beispiele vom Auftreten neuer Formen, welche in der Literatur aufbewahrt sind, vollkommen zu den im Vorstehenden ausgesprochenen Sätzen berechtigen; insbesondere zu dem Schlusse, dass bei der Fortpflanzung durch Samen viel häufiger Formen sich zeigen, welche von den mütterlichen differiren, als dass an einem Pflanzenstocke Sprossen auftreten, welche von allen übrigen desselben Stockes weit abweichen. Es mag die Vermuthung gestattet sein, dass jene Häufigkeit und diese Seltenheit ihren Grund darin haben, dass auf die vom mütterlichen Organismus freie und in mancher Beziehung wenig abhängige Eyzelle und deren nächste Entwickelungsstufen äussere (übrigens zur Zeit nicht näher bekannte) Einflüsse leichter formbestimmend einwirken mögen, ohne die Mutterpflanze in Mitleidenschaft zu ziehen, als auf die Anlage eines Sprosses.

Bildungsabweichungen vegetativer Sprossen. Es ist eine nicht seltene Erscheinung, dass einzelne Sprossen Blätter von einer Färbung hervorbringen, welche von derjenigen der Blätter der anderen Sprossen desselben Stockes abweicht. Phalaris arundinacea entwickelt bisweilen Triebe mit weissgestreiften Blättern (deren in der Regel chlorophyllfüh-

---

1) Darwin, the variation of animals and plants under domestication, London 1868, 2, p. 374

2) Ich fand z. B. auch nicht eine einzige derartige Notiz in Sickler's vielbändigem »teutschen Obstgärtner.«

rendes Gewebe in den Mittelstreifen zwischen den Gefässbündeln des Chlorophylls entbehrt, ich sah einzelne solche Sprossen fast alljährlich auf den sumpfigen Wiesen am Rietschkebache bei Leipzig); eine Form die dann in ihrer weiteren Auszweigung und in der Vermehrung durch Ableger constant bleibt (das sog. Bandgras der Gärten). Die Abart der Corylus tubulosa und Cor. Avellana mit schwarzrothen Blättern treibt ab und zu Zweige mit frisch grünen Blättern. An einer sogenannten Blutbuche bei Tharand kommen vereinzelte Zweige mit grünen Blättern vor[1]).

Aehnlich oft kommen abweichende Formen der Blätter an einzelnen Sprossen von Bäumen vor. Manche Bäume des Carpinus Betulus entwickeln vereinzelte Zweige (in geringer Zahl) mit zerschlitzten Blättern: so einige Bäume beim Heidelberger Schloss; einer im botanischen Garten zu Leipzig. Aehnlich verhalten sich einzelne Exemplare von Alnus viridis bei Tharand[2]). Von den zerschlitztblättrigen Abarten von Vitis vinifera, Fagus sylvatica, Sambucus nigra, an der »eichenblättrigen« Abart des Cytisus Laburnum, von der Salix babylonica crispa werden nicht selten einzelne Zweige mit normalen Blättern entwickelt[3]).

Einzelsprossen mit abweichend beschaffenen Blüthen oder Früchten. Nectarinen (glatte Früchte) und gemeine Pfirsichen (flaumhaarige) werden bisweilen nicht nur von dem nämlichen Pfirsichbaume, sondern selbst dicht nebeneinander von einem und demselben Zweige hervorgebracht[4]). — Eine als Steckling gezogene Georgine, die ich im Aug. 1860 in Leipzig sah, hatte als erste zur Entfaltung gekommene Inflorescenz einen Blüthenkopf mit braunpurpurvioletten, kaum eingerollten Zungenblumen entwickelt; als zweite einen Kopf mit chamoisfarbigen, purpurstreifigen, dütenförmig eingerollten Zungenblüthen. — Ein in Gotha stehender Baum der Prunus Cerasus, von dem im Juli 1860 einige Früchte mir eingesandt wurden, entwickelt alljährlich, neben vielen normalen, eine Anzahl Früchte, die gruppenweise auf dem Scheitel eines bandförmig verbreiterten (fasciirten), an der Basis die Spuren von Knospenschuppen tragenden Sprosses mit einzigem, breit gezogenem Holzringe stehen. — Ein gelber Eyerpflaumenbaum (Dame Aubert Duhamel), 40 Jahre alt, hatte stets Früchte der gewöhnlichen Sorte getragen. 1814 brachte einer seiner Zweige Früchte hervor, die in jeder Beziehung der rothen Eyerpflaume glichen. In den nächstfolgenden Jahren hat der nämliche Zweig wieder gelbe Früchte hervorgebracht[5]). — Ein alter Stock einer Rose de Meaux, welcher in einem Garten zu Taunton stand, entwickelte 1801 einen Schössling, dessen Blumen, im übrigen Theile denen der Rose de Meaux gleichend, auf der Aussenseite der hohlen Blüthenachse mit verzweigten drüsigen Haargebilden, sogenanntem Moose, bekleidet waren, denen der gemeinen Moosrose ganz ähnlich. — Einzelne Seitenblumen (oder die Endblumen der Inflorescenzen von Linaria vulgaris, Antirrhinum majus bilden sich bisweilen strahlig in sogenannter Regelmässigkeit) zu Pelorien aus[6]).

Die grössere Neigung zum Variiren bei der Fortpflanzung durch Samen gegenüber grosser Beständigkeit der Formen in den neu gebildeten Sprossen tritt vor Allem bei den Kern- und Steinobstbäumen hervor. Es ist notorisch, dass Pfropfreiser ganz in der Regel dieselbe Fruchtsorte liefern, wie der Baum, dem sie entnommen sind. Dagegen weichen die Früchte

1) Sachs, mündlich. — 2) Sachs, mündlich.

3) A. Braun, Abhandl. Berliner Akad. 1859, p. 219: und specieller in desselben Verfassers Verjüngung, Lpz. 1851, p. 332 ff.

4) Salisbury, in Transact. Linn. Soc. 1 (1808), 103. Dort sind 7 völlig verbürgte derartige Vorkommnisse berichtet; eines abgebildet. Salisbury überzeugte sich in einem Falle vollständigst davon, dass dem betreffenden Zweige keine fremde Knospe eingefügt war. Dem (auch übrigens ganz grundlosen) Einwande einiger Gärtner gegenüber, dass die verschiedenartige Beschaffenheit einzelner Früchte durch Bestäubung mit fremdem Pollen veranlasst sein konne, bemerkt Salisbury treffend, dass schon lange vor der Bestäubung der Fruchtknoten der Nectarine glatt, der der Pfirsich behaart sei.

5) Knight, Transact. horticult. soc. 2, p. 160, und 5, p. 47.

6) Ratzeburg, Animadv. ad Pelor. etc. Berlin, 1825, Taf. 1, Fig. 12, 14. Auch ich habe seitliche Pelorienblumen der Linaria vulgaris bei Heidelberg gesehen.

der Sämlinge ganz gewöhnlich von denen der Mutterpflanze erheblich ab; meistens nicht zu ihrem Vortheile (sie sind saurer, oder saftärmer); bisweilen aber auch nach der entgegengesetzten Richtung. Auf dieser Variabilität beruht das Verfahren der meisten Züchter neuer Obstsorten. Es werden Aussaaten in Masse gemacht; sind die Erstlingsfrüchte (oder die des zweiten Fruchtjahres; die Eigenschaften der Früchte bessern sich nicht selten im zweiten Jahre) nicht schmackhaft, so wird der junge Baum als »Wildling« behandelt, als Impfstock zum Aufpfropfen eines Edelreises benutzt; haben sie empfehlende Eigenschaften, so ist ein wurzelächter Stamm einer »neuen Sorte« gefunden. — Man kann nach meinen Erfahrungen und Erkundigungen die Zahl der Sämlinge, deren Früchte sich verschlechtern (kleiner und saurer oder saftärmer werden) bei Pfirsichen auf etwa 90%, bei Pflaumen auf etwa 95%, bei Birnen und Aepfeln auf mindestens 97% veranschlagen. — Einige Beispiele: 22 Sämlinge einer trefflichen Oeil-de-Perdrix-Pflaume lieferten mir 1 Stamm mit schlehengrossen, herben Früchten; 20 mit Früchten von etwa $^2/_3$ der Grösse der Stammpflanze, grimmig sauer; einen mit süsser, aber an Grösse um $^1/_4$ hinter der der Stammpflanze zurückbleibender Frucht. Zu 50—60 aus Kernen der besten Sorten durch meinen Vater gezogene Aepfel und Birnen haben nur Holzäpfel und Holzbirnen gebracht.

In Maryland, Virginia u. a. mittleren Staaten der Vereinigten Staaten von Nord-Amerika, wo der Pfirsichbaum in grösster Menge, nicht selten 1000 und mehr hochstämmige Bäume in einem Obstgarten, hauptsächlich der Branntweingewinnung wegen cultivirt wird, pfropft man niemals einen der Bäume; alle werden aus Samen gezogen. Die Früchte der verschiedenen Bäume sind von endloser Mannichfaltigkeit; kaum je bringen zwei Bäume genau gleichartige Frucht. Die der Mehrzahl der Bäume ist weniger als mittelmässig; die einiger aber von einer Beschaffenheit, die sehr der Erhaltung werth ist[1]).

Beglaubigtes Auftreten neuer Varietäten bei Aussaaten. — Die überaus zahlreichen Sorten der Georginen stammen von sehr wenigen Stammpflanzen ab; von 3, aus dem botanischen Garten zu Mexico nach Madrid gesandten Pflanzen, welche an letzterem Orte 1789—94 zuerst blüheten (sie empfingen von Cavanilles die Namen Dahlia pinnata, coccinea und rosea) und von 1804 aus Mexico nach England gekommenen Samen, welche zunächst nur die Formen coccinea und rosea lieferten[2]). Im Jahre 1808 wurden im Garten von St. Cloud nur 4 verschiedene Sorten von Dahlia cultivirt. 1809 wurden aus deren Samen mehrere von den Mutterpflanzen in der Blüthenfärbung verschiedene Pflanzen erhalten. Die Samen derselben, besonders aufbewahrt und von jeder der neuen Varietäten besonders ausgesäet, zeigten die grösste Mannichfaltigkeit in den Blüthenfarben: Purpur, Dunkelroth, Kirschroth, Orange, Blassgelb. In jedem der folgenden Jahre (von 1812—1817) wurden neue Farbenvarietäten erhalten; u. A. eine rein weisse, ferner zweifarbige, gestreifte und drei gefüllte[3]). Im botanischen Garten zu Berlin wurden unter aus Samen gezogenen Georginen von 1806 an zahlreiche Varietäten erhalten; 1809 die erste gefüllte (dunkelrothe); 1810 die erste einfache rein weisse[4]). — Sehr zahlreiche Sorten der Iris xiphioïdes wurden durch Masters aus dem Samen einer einzigen Pflanze mit blassgrauer Blume erzogen[5]). — Die Aussaat von Samen einer dunkelroth blühenden Pflanze der Cineraria cruenta L'Hér. lieferte unter vielen rosenroth blühenden Pflanzen eine rein weiss blühende[6]) (jetzt ist die Pflanze in sehr vielen Farbenvaritäten in den Gärten verbreitet). — Eine Aussaat der Cineraria hybrida Willd. gab Sämlinge, die in Habitus, Blattform und Blüthenfarbe unter einander weit verschieden waren[7]). Dass Aussaaten der Samen isolirt cultivirter Pflanzen von Matthiola annua, Primula elatior und Auricula und vieler anderer Zierblumen ähnliche Ergebnisse liefern, zeigt die Erfahrung jedes Jahres.

Die unter den Namen: Tritonia squalida, miniata, fenestrata und deusta beschriebenen

---

1) Braddick, Transact. horticult. soc. 2 (1815), p. 205. — 2) Transact. horticult. soc. 3 (1818), p. 224. — 3) Cte. Lelieur, mitgetheilt durch Sabine, ebendas. p. 226. — 4) Otto, ebend. p. 227. — 5) Ebendas. p. 442. — 6) P. C. Bouché, Verhandl. preuss. Gartenbau-Vereins 1, 1824, p. 139. — 7) Derselbe, ebendas.

Formen wurden als Samenvarietäten bei Aussaat der Tr. crocata erhalten. Von Babiana sulphurea erhielt Herbert einen Sämling mit blasser Blumenmitte, der B. rubro-cyanea gleich. Aus den Samen ein und desselben Blüthenstands einer reichlich gedüngten rothen Schlüsselblume erhielt derselbe mehr als 6 verschiedene Varietäten, darunter eine mit doppelter Corolle. Aus den Samen von Primula nivalis zog Herbert eine bepuderte Aurikel und eine Pr. helvetica; letztere Form erhielt er auch aus den Samen der Pr. viscosa. — Pharbitis hispida giebt, aus den Samen derselben Pflanze, Pflanzen mit Blumen in allen Nüancen von Purpur Roth und Weiss; aber nie verschiedenfarbige Blumen auf derselben Pflanze. Umgekehrt Convolvulus varius, bei welcher man auf derselben Pflanze kaum je zwei Blumen von völlig gleicher Färbung findet [1]. — Alstroemeria chilensis lieferte bei der Aussaat nach und nach eine grosse Zahl auffallend verschiedener Varietäten [2].

Robert Brown, Gärtner zu Perth, verpflanzte 1793 einige wilde Stöcke der Rosa spinosissima Sm. in seinen Garten. Einer derselben brachte schwach röthlich gefärbte Blumen. Von diesem wurde eine Pflanze mit monströsen Blumen gezogen: es sah aus als ob eine oder zwei Blumen aus einer Knospe hervorkämen (sic). Diese brachten Samen, aus denen einige halbgefüllt blühende Pflanzen erhalten wurden. Durch fortgesetzte Aussaaten und Auswahl der Sämlinge wurden bis 1802 und 1803 acht gute gefüllte Sorten erhalten [3].

Aus den vorstehenden Beispielen ergeben sich zur Genüge zwei wichtige Thatsachen. Die eine ist die öftere Wiederkehr der gleichen Varietät bei der nämlichen Stammform; eine Erscheinung, für die auch noch viele wildwachsende Gewächse uns Belege liefern (z. B. die weissblüthigen Formen von Verbascum Lychnitis, Raphanus Raphanistrum, Calluna vulgaris [4]), die mannichfachen Gestaltungen des Leontodon polymorphus Vill., wie L. hispidus L., hastilis L., oder des Taraxacum officinale Wigg.). Die zweite ist die gelegentliche Rückkehr der Gestaltung vegetativer Sprossen, oder von auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege erzeugter Nachkommen von Individuen neuer Varietäten zu den Formen der Stammform, wie sie bei Beginn der Züchtung neuer Varietäten ziemlich regelmässig vereinzelt vorkommt: der Rückschlag oder **Atavismus**.

Aus der vorstehenden Reihe von Beispielen sind geflissentlich alle solche Fälle ausgeschlossen worden, bei denen der Verdacht entstehen könnte, es sei bei der Erzeugung der Samen eine Bastardbefruchtung erfolgt. Es sei aber hier, vorgreifend der ausführlicheren Erörterung der bei Bastardirung der Phanerogamen hervortretenden Erscheinungen, welche im 3. Bande dieses Buches gegeben werden wird, eine Bemerkung über die Variabilität der Varietätenbastarde von Culturpflanzen eingeschaltet. Diese Variabilität ist in vielen Fällen auffallend gross: so z. B. bekanntlich bei denen zwischen verschiedenen Sorten des Dianthus caryophyllus, der Viola altaica, der Matthiola annua. Wenn aber in dieser Erscheinung ein charakteristische Eigenschaft der Varietätenbastarde gesucht wird, gegenüber den Bastarden sogenannter Arten (wie vielfach geschehen ist, namentlich durch Koelreuter), so wird übersehen, dass alle diese sehr variabeln Varietätenbastarde zu Pflanzenformen gehören welche auch bei der Inzucht (= Selbstbestäubung) einzelner Individuen sich sehr variabel erweisen; und anderseits, dass es bei der Fortpflanzung sehr formbeständige Varietätenbastarde giebt. Als einen solchen kann ich den zwischen der weisslich und der bläulich blühen-

1) Herbert, Transact. horticult. soc. 4 (1819), p. 19.

2) Lecoq, Fécondation, 2. éd., Paris 1862, p. 385.

3) Sabine, in Transact. horticult. Soc. 4 (1820), p. 285. Noch viele weitere Beispiele der Varietätenbildung zählt Darwin in seinem während des Druckes dieser Bogen erschienenen Werke »the variation of animals and plants«, 1, p. 300 ff. auf; die vorstehend gegebenen werden zur Exemplification der Haupterscheinungen genügen.

4) Ein sehr gutes Beispiel, denn das weissblüthige Haidekraut kommt stets nur vereinzelt zwischen rothblüthigem vor.

den Rasse der Viola tricolor (der V. tric. α und β L.) nennen, der sich mir bei einem durch 3 Generationen fortgesetzten Culturversuch als beständig mit dunkelblauen Endstücken der übrigens weissen beiden hinteren Petala versehen erwies [1]).

Auf den ersten Blick möchte es scheinen, als hielte die Variation der Pflanzenformen bestimmte, nie überschrittene Gränzen ein. Zu diesem Schlusse könnte besonders die Erfahrung führen, dass bei einer gegebenen Form dieselbe Abweichung vom gewohnten Entwickelungsgange oft wiederholt auftritt: so z. B. bei der Verpflanzung von Vinca minor oder von Anemone hepatica die Umwandlung vieler Staubblätter in Petala, und die Aenderung der blauen Blumenfarbe in die hellviolettrothe [2]), bei der Gartencultur und der Auswahl der Sämlinge mit jeweils saftigster Wurzel zur weiteren Samenzucht das Dick- und Fleischigwerden der Wurzel von Daucus Carota [3]). Allein diese (oft gezogene) Folgerung würde eine voreilige sein. Es kommen, bei im Allgemeinen erblich beständigen Formen neben geringfügigeren Abweichungen vom gewohnten Bildungsgange, vereinzelt und gelegentlich überaus weit gehende Differenzen der Gestaltung der Sprossungen vor; Differenzen welche veranlassen würden, die abweichende Form als Typus einer besonderen Gattung aufzustellen, wenn ihre Herkunft nicht bekannt wäre.

Eine solche Varietät hat dem Altmeister botanischer Systematik zu einer der interessantesten seiner Untersuchungen Anlass gegeben: die strahlige Ausbildung (Peloria) der Linaria vulgaris. Fünfgespornte Pelorien dieser Pflanze, mit fünftheiligem Corollensaume, 10 in 2 ungleich langen, alternirenden Wirteln stehenden Staubblättern, kommen bei Nora Gasskiäret, 7 Meilen von Upsala an der Ostsee gelegen, am Strande als einzige Art von Blüthen an Pflanzen vor, welche in den Vegetationsorganen mit Linaria vulgaris identisch unter dieser, minder häufig als sie, wachsen. Es ist aus den Berichten zu schliessen, dass die Peloria dort (vermuthlich bei Fortpflanzung durch Wurzelbrut) eine »constante Rasse« sei. Aus der Identität der Beschaffenheit der Vegetationsorgane, des Kelchs, der Frucht und der Samen: aus der Gleichheit des Geruchs und der Blumenfarbe schloss Linné [4]), dass die durch ihn Peloria benannte Form von der Linaria vulgaris stamme. Die spätere Beobachtung von Inflorescenzen der Linaria, an denen neben vielen normalen Blumen eine einzige Peloria sich fand, hat dies bestätigt, und zugleich die Vermuthung Linné's widerlegt, die Peloria möge von einer unbekannten Bastardbefruchtung herstammen. — Linné meint: die Peloria der Linaria sei gewiss ein ebenso grosses Wunder, als wenn eine Kuh ein Kalb mit einem Wolfskopf zur Welt brächte. Kein Zweifel, dass — hätte Linné etwa aus Deutschland solche Pflanzen getrocknet oder lebend erhalten, wie sie unfern seines Wohnorts wuchsen, er darauf hin ein neues Genus gegründet, und dieses in die erste Ordnung seiner zehnten Classe, und somit weit entfernt von der zweiten Ordnung der 14ten Classe gesetzt haben würde. — Was von dieser Peloria gilt, gilt auch von derjenigen der Calceolarien, die bei Calceolaria crenatiflora neben normalen Blumen [5]), bei Bastarden von Calc. plantaginea auch mit Ausschluss solcher beobachtet worden sind [6]). — Ich fand im Sommer 1863 an einer Mauer in Heidelberg einen Stock der Campanula

1) Vergl. auch v. Gärtner, Bastardzeugung, p. 501.

2) A. Braun, Verjüngung, p. 334. — Die halbgefüllte röthliche Vinca minor behält diese Charaktere, wenn sie in den trocknen Wald, in welchem die Normalform wächst, zurück verpflanzt wird.

3) Dieser Versuch wurde oft wiederholt z. B. von Vilmorin, nach Lecoq's Bericht (Fécond. 2. éd. 1862, p. 20). Wenn er misslang, wie dies unter anderen Phil. Miller geschah (Dict. 2, 15), so lag die Schuld offenbar an Unterlassung der Auswahl unter den Sämlingen.

4) Amoenitates acad. 1, p. 280. — 5) C. Meyer, in Linnaea 16 (1842), p. 27 (mit Abbild.).

6) Herbert, Amaryllideae, p. 364.

rotundifolia, deren sämmtliche Blumen und Knospen aus 10gliedrigen Kreisen gebildet waren, dem Blüthenbau einiger Arten der Gattung Michauxia gemäss [1]). — Einzelne Blüthen von Orchis mascula zeigen das einzige Staubblatt halbseitig petaloïd entwickelt, dem Staubblatt einer Marantacee analog (1861 bei Berneck im Fichtelgebirge in 3 Fällen von mir gesehen). Limodorum abortivum entwickelt gar nicht selten mehr als ein Staubblatt, bisweilen 3, die denen von Cypripedium gleichartig stehen (nur dass auch das mittlere — das vordere des äusseren Wirtels, welches in Folge der Drehung des Germen hinten steht, Pollen führt).

Einer der auffälligsten und merkwürdigsten Züge des Variirens der Pflanzen ist ohne Frage die Plötzlichkeit und Unvermitteltheit des Auftretens weitgreifender Abweichungen der Formenbildung von der gewohnten, wie sie in den zuletzt erwähnten Erscheinungen und ihnen analogen, sowie bei der Bildung der Monstrositäten im Allgemeinen vorkommt. Nicht dadurch, dass kleine Differenzen von der gewohnten Entwickelung, die sämmtlich nach derselben Richtung hin liegen, Generationen hindurch sich summiren, kommt die neue Form zu Stande; sie tritt mit einem Schlage, vollendet in ihrer weiten Abweichung von der Stammform, in die Erscheinung.

§ 22.

Zuchtwahl [2]).

Ist (aus zur Zeit unbekannten Ursachen) eine neue, ungewohnte Form des Entwickelungsganges an einer gegebenen Pflanze aufgetreten — sei es an einem vegetativen Sprosse, sei es an einem aus Samen oder Sporen entstandenen Individuum — so ist zunächst diese neue Form in der Regel nicht constant. Es treten im ferneren Laufe der Entwickelung Abweichungen der Gestalt und Eigenschaften hervor, die häufig in den Richtungen des altgewohnten Entwickelungsganges, häufig auch in ganz neuen Richtungen verlaufen. Es zeigen sich neben Rückschlägen zur Stammform neue, mehr oder weniger von der ersteren verschiedene Abarten. Mit anderen Worten: wenn eine Pflanzenform, — Species, Varietät oder Monstrosität, — die bis dahin durch längere Zeiträume oder durch viele Generationen hindurch sich formbeständig erwies, einmal zu variiren begonnen hat, so ist sie auch, unter gleichbleibenden Verhältnissen, weiterhin variabel; sie bringt in ihrer Nachkommenschaft aus Samen und Sprossen häufig neue Variationen hervor; die von ihr abstammenden Individuen sind vorerst minder formbeständig.

In diesem Punkte stimmen alle Pflanzenzüchter überein, welche zuverlässige Berichte über ihre Operationen der Oeffentlichkeit überliefert haben. Die angegebene Erfahrung ist vielfach in die Ausdrucksweise gekleidet worden, dass die »reinen Arten« formbeständig seien, bis bei (während) der Cultur ihre Constitution der Art »erschüttert« worden sei, dass Formabweichungen irgend welcher Art hervortreten; sei dies einmal geschehen, so kämen bald auch anderweitige Bildungsabweichungen zum Vorschein. — Für das Auftreten neuer Formenabweichungen bei Aussaat der Samen neuer Varietäten sind theils im Vorstehenden schon

1) Die Pflanze ging beim Versuch ihrer Verpflanzung in den botanischen Garten zu Grunde so dass ich über die Beständigkeit dieser Form nichts aussagen kann.

2) Die Ausführungen dieses § sind Anpassungen an meinen Gegenstand der von Darwin entwickelten Anschauungen, auf dessen Buch »on the origin of species, London 1860« (auch deutsch, übers. durch Bronn) ich hier ein- für allemal verweise.

Beispiele gegeben, theils werden deren sofort noch folgen. Zum Belege der Inconstanz des Entwickelungsganges vegetativer Sprossen ungewöhnlicher Beschaffenheit genüge die Hervorhebung weniger Thatsachen: dass Zweige der Carpinus Betulus mit zerschlitzten Blättern bisweilen Zweiglein mit ganzen Blättern treiben; dass einzelne Bäume dieser Buche, an welchen Zweige mit zerschlitzten Blättern vorkommen, Inflorescenzen vom Aeusseren der weiblichen hervorbringen, zwischen deren letzten Hochblättern Antheren stehen (ein solcher steht im Leipziger botanischen Garten); dass an bandförmig verbreiterten und seitlich unter einander verwachsenen Zweigen (sogenannten Fasciationen) häufig normal beschaffene Auszweigungen entwickelt werden (mir liegen derartige Fälle vor von Polemonium coeruleum, Dipsacus pilosus, Robinia Pseudacacia, Alnus viridis), dass Individuen der Juniperus phoenicea, welche einzelne Triebe mit sparrigen, oxycedrus-förmigen Blättern entwickelten (ein sehr gewöhnlicher Fall), nicht allein an diesen Trieben gelegentlich wieder Zweige mit angedrückten Blättern bilden, sondern bisweilen auch monöcisch werden (indem an bis dahin männlichen Sträuchern Fruchtzapfen erscheinen; ein solcher Strauch steht in den Anpflanzungen beim Heidelberger Schlosse); dass bei Aussaat von Samen oder bei Fortpflanzung durch Adventivknospen, die aus auf feuchten Sand gelegten Blättern entstehen, der Varietäten der Begonia xanthina kaum je ein Individuum dem anderen ganz ähnlich sieht u. s. w.

Eine neu aufgetretene Entwickelungsform kann aber durch Zuchtwahl völlig constant gemacht werden. Der Züchter verwendet nur solche Sämlinge zur Weiterzucht, welche die neu hervorgetretenen Eigenschaften in gleichem oder erhöhtem Maasse zeigen; oder er bedient sich nur solcher Auszweigungen des mit neuen Eigenschaften begabten Sprosses zur Pfropfung, zur Anfertigung von Stecklingen, an welchen diese Eigenschaften rein (eventuell gesteigert) hervortreten. Wird dieses Verfahren durch eine Reihe von Fortpflanzungen (deren nothwendige Länge für verschiedene Pflanzenformen sehr verschieden ist) fortgesetzt, so ist die neue Entwickelungsform eine constante Rasse geworden; ebenso relativ formbeständig, als die in der freien Natur sich findenden, sogenannten reinen oder guten Arten es sind.

Soweit Bericht und Erinnerung reichen, sind alle die verschiedenen Sorten unserer Culturgewächse in solcher Weise erzielt worden. Den S. 561 und S. 562 angeführten Beispielen seien hier noch einige angereiht. Durch Aussaat gemeiner Beta vulgaris, und lange fortgesetzte Auswahl der Individuen mit zuckerreichsten Wurzeln zur Fortpflanzung durch Samen erhielt Vilmorin Zuckerrübenvarietäten, deren Zuckergehalt regelmässig denjenigen der bis dahin gebauten weit übertrifft [1]. Die Monstrositäten mit fasciirten Inflorescenzen der Celosia cristata pflanzen sich bei der Aussaat jetzt streng formbeständig fort. Der Blumenkohl, der Kohlrabi sind aus vereinzelten Monstrositäten der Brassica oleracea gezüchtet (welche selbst nur eine Culturrasse der Brassica sylvestris ist) [2]. Die Monstrosität des Hordeum vulgare, welche den Namen des Hord. trifurcatum führt, ist jetzt im Heidelberger botanischen Garten völlig formbeständig. — Ich beobachtete die Aussaat der Abart des Papaver somniferum, bei welcher die inneren Staubblätter als Karpelle entwickelt sind, zuerst im Jahre 1863. Von der Aussaat waren 83% Pflanzen der Normalform; an 11% der übrigen waren nur einzelne Staubblätter als Karpelle entwickelt. Es wurde nur der Samen der einen mehrfachen Kranz einzelner Karpelle in der Umgebung des centralen Pistills zeigenden Früchte zur Wiederaussaat gesammelt; ebenso in den folgenden Jahren. Die Zahl der so beschaffenen Früchte wuchs wie folgt: 1863 6%, 1864 17%, 1865 27%, 1866 69%, 1867 97%. Ich zweifle nicht, dass die Rasse binnen kurzer Zeit völlig constant werden wird.

---

1) Lecoq, Hybridation, 2. éd., p. 21.

2) A. P. De Candolle, Transact. hortic. soc. 5, p. 1.

Die Verhältnisse einer in der freien Natur vegetirenden Pflanze zu ihrer Umgebung müssen nothwendig eine ähnliche Einwirkung auf die Festigung oder Beseitigung an der Pflanze auftretender neuer Entwickelungsformen üben, wie die von bewusstem Willen geleitete Thätigkeit des Pflanzenzüchters. Neue Eigenschaften, welche ein pflanzliches Individuum in Folge der allen Organismen innewohnenden Fähigkeit zum Variiren erlangt, werden nur selten völlig gleichgültig für das Gedeihen desselben, für die Fortpflanzung und die Verbreitung der neuen Form sein. Die Beziehungen jedes Organismus zu seiner Umgebung sind so überaus mannichfaltig und verwickelt, dass es kaum denkbar erscheint, es könne eine selbst nur geringe Modification der Eigenschaften irgend eines Theiles des Organismus eintreten, ohne für das Gedeihen desselben entweder günstig oder ungünstig zu wirken. Nehmen wir z. B. an, die Sämlinge einer gegebenen Pflanze variirten zum Theil der Art, dass ihre Wurzeln, besonders intensiv wachsend, ein verhältnissmässig langes Stück hinter der Wurzelhaube jeweilig im Zustand der Plasticität erhielten. Die Wurzeln solcher Individuen würden unter gleichen Verhältnissen zu grösserer Tiefe in den Boden dringen; sie würden auf trocknen Standorten schneller zu grossen Tiefen in das Erdreich hinabwachsen, und so feuchtere, auch während der dürrsten Jahreszeit nicht austrocknende Bodenschichten erreichen können. Sie würden somit zur Vegetation auf losem Sande besser geeignet sein, als Individuen ähnlicher Form mit langsam wachsenden Wurzeln. (Ein derartiger Unterschied besteht zwischen Ononis spinosa und On. repens zu Gunsten der letzteren.) Oder wenn ein Nachkömmling einer gegebenen Form schmackhaftere Früchte hervorbringt, als gewöhnlich, so wird solchen Früchten von Thieren vorzugsweise nachgestellt werden. Die in ihnen enthaltenen Samen werden (dafern sie der Action des Darmkanals nicht widerstehen) viel häufiger zerstört werden, bevor sie unter der Keimung günstige Verhältnisse gelangen, als diejenigen geschwisterlicher Individuen mit unschmackhafteren Früchten. Ein Apfelbaum im Walde, der bessere Früchte trüge als Holzäpfel, würde bei Thieren und Menschen ganz ungewöhnliche Nachfrage nach seinen Aepfeln finden, und selten nur würde einer seiner Samen keimen. — Nun sind aber, abgesehen von neu sich bildenden Bodenflächen, alle für Pflanzen geeigneten Wohnplätze zur Zeit, und ohne Zweifel schon seit vielen Jahrtausenden, von Inhabern besetzt. Jeder Keim, jeder Same, der eine neue Entwickelung beginnt, hat in der Regel den Platz zum Einwurzeln, zur Ausbreitung seiner Blätter und Zweige zahlreichen Concurrenten streitig zu machen; vor Allem hat er meist mit Individuen der eigenen Art um die Existenz zu ringen. Ist eine abweichende Form der nämlichen Art vor ihren Geschwistern durch irgendwelche Eigenschaft begünstigt, so wird sie auf die Dauer diese verdrängen; ist sie den obwaltenden äusseren Verhältnissen minder vollständig angepasst als diese, so wird sie im Laufe der Zeiten verschwinden. Die Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Organismen wirken mit Nothwendigkeit dahin, bei der Fortpflanzung der Thiere wie der Gewächse diejenigen Formen zu erhalten, sie constant zu machen, welche unter den bestehenden Verhältnissen am Meisten in ihrem Gedeihen gefördert sind, und diejenigen neu erscheinenden Formen wieder auszutilgen, welche bei dem Ringen um die Existenz überlegene Gegner finden. Seiner Natur nach ist der Process ein sehr langsamer, wenn es darum sich handelt, dass eine neue, wenig abweichende Form den Platz einer ihr verwandten, etwas weniger den

Umständen adaptirten Form vollständig einnehme. Ganz nahe verwandte Formen können während sehr langer Zeiträume neben und durch einander vorkommen. Die Verhältnisse der Organismen zu einander sind so verwickelt, dass sehr leicht der Fall einer unvollständigen Verdrängung eintreten kann. Hätte z. B. eine Pflanzenart einen grossen Wohnbezirk bereits besiedelt, bevor eine Varietät von ihr sich bildete, welche im Allgemeinen, in der Mehrzahl der Fälle, an den Standorten der bisherigen Form besser gedeihet, als diese, so ist es bei der ausnehmenden Mannichfaltigkeit der Standorte kaum denkbar, dass nicht die alte Form für vereinzelte Standorte doch besser geeignet sei, als die neue. Umgekehrt kann eine neue Varietät recht wohl zwar in der Regel der besser den Umständen adaptirten Stammform auf die Dauer an den meisten Stellen unterliegen, an einzelnen Punkten aber doch vortheilhaftere Existenzbedingungen finden, als diese. So erhält sich z. B. auf dem schmalen Zechsteinstreifen am Nordfusse des Thüringer Waldes an vereinzelten Standorten die von Savi Trifolium elegans benannte Form seit Jahrzehenden beständig, während in nächster Nähe Trifolium repens wuchert, mit welcher jene unzweifelhaft gleichen Ursprung hat (bei der Aussaat des Tr. elegans gehen nicht selten Pflanzen auf, die mit Tr. repens übereinstimmen). Ja es können einander ähnliche Formen wechselseitig sich die günstigsten Bedingungen der Existenz schaffen. So entwickelt sich z. B. auf zufällig blos gelegten, wenig feuchten Stellen am Rande von Torfmooren, welche Sphagnum acutifolium und Sph. cymbifolium gleichzeitig enthalten, zuerst Sph. acutifolium, dichte Rasen bildend. Es ist diejenige der beiden Arten, welche weniger Feuchtigkeit bedarf. Vermöge ihrer Hygroscopicität sammeln ihre Rasen Massen von Feuchtigkeit an. Die nässesten, tiefliegenden Stellen bieten einen der raschen Entwickelung des Sph. cymbifolium günstigen Boden. Dieses überwuchert an solchen Orten die ähnliche Art. Werden die Polster des Sph. cymbifolium im Laufe der Zeit so hoch, dass die Leitung des Wassers zu den Gipfeln der Pflanzen bei trockener Luft beeinträchtigt wird, so siedelt sich auf der Oberfläche der Polster von Sph. cymbifolium wieder Sph. acutifolium an [1]).

Es kann nach diesem Allen keinem Zweifel unterliegen, dass auch in der freien Natur Varietäten, welche für andere Standorte, als diejenigen der Stammform, sich besser adaptirt erweisen, als die Stammform selbst — dass solche Varietäten während längerer Zeiträume durch die Gewalt der Umstände zu constanten Rassen herangebildet werden; dass sie, mit annähernd gleich bleibenden Formen und Eigenschaften sich fortpflanzend, dasjenige darstellen, was die Systematiker »eine gute Art« zu nennen pflegen. Der Unterschied zwischen Art und Varietät ist demnach nur ein relativer: als Varietät wird zum Ersten eine Form bezeichnet, welche erfahrungsgemäss von einer bekannten Form abstammt, deren erstes Auftreten ein historisch beglaubigtes Factum ist; zum zweiten müssen als Varietäten einer Stammform solche Formengruppen gelten, welche bei der Fortpflanzung in einander übergehen, indem die Nachkommen einer Einzelform gelegentlich die Eigenschaften einer anderen der betreffenden Einzelformen zeigen.

1) Kein grösseres Sphagnetum ist ohne Gelegenheit, diesen Hergang zu sehen. Besonders deutlich habe ich ihn auf eng umgränzten Vertiefungen des Bodens derjenigen Wälder verfolgen können, welche das niedrige wellige Porphyrplateau westlich des Muldenufers bei Wurzen (unfern Leipzig) bedecken.

Der Schluss, dass eine Reihe unter sich ähnlicher Formen nur Varietäten einer Stammform sind, kann mit voller Berechtigung auch aus dem Vorkommen in der freien Natur sehr allmäliger, stufenweis fortschreitender Uebergänge zwischen den Endgliedern der Reihe gezogen werden; vorausgesetzt, dass durch die geographische Vertheilung der Einzelformen die Möglichkeit ausgeschlossen wird, dass jene Uebergänge Bastarde zwischen weit auseinander liegenden Gliedern der Reihe seien. Dieser Ausschluss findet Statt, wenn die Wohnplätze der charakteristischsten Glieder der Reihe räumlich vollständig getrennt sind, wie z. B. die der ausgeprägtesten Typen der blaublühenden Formen der Gattung Aconitum. Ac. Cammarum Jacq. und gracile Rchb. ist die in den Thälern der deutschen Mittelgebirge verbreitete Form; Ac. Stoerkianum Rchb. wächst nur in den höchsten Lagen derselben; Aconitum Napellus Rchb. nebst der kahl-staubfädigen Form Ac. Koelleanum Rchb. nur auf Alpentriften, das nahestehende Ac. eminens Koch kommt nur in der Eifel vor [1]). Die Vergleichung sehr zahlreicher Exemplare zeigte J. D. Hooker die allmäligsten Uebergänge zwischen allen diesen, und den übrigen als Arten unterschiedenen Formen; und so vereinigte er alle die vom Himalaya bis zur Westgränze Europas wildwachsenden blaublühenden Sturmhutformen zu der einzigen Art Ac. Napellus [2]). Dabei soll nicht in Abrede gestellt sein, dass auch im Freien Bastarde zwischen gesellig wachsenden differenten Formen dieser Gattung vorkommen, wie sie zwischen den nach vielen Richtungen hin, aber nur wenig differenzirten Formen der schwarzfrüchtigen Brombeeren (des Rubus fruticosus L.) nachweislich sich finden: Bastarde, welche die Gränzen zwischen den, etwas verschiedenartigen Standorten adaptirten Rubusformen anscheinend gänzlich verwischen, sich aber durch verminderte Fruchtbarkeit häufig als Mischlinge zu erkennen geben.

Wenn der Unterschied zwischen Species und Varietät auch nur ein relativer und quantitativer ist, so ist er darum nicht weniger ein bedeutender, tief gehender und praktisch verwendbarer. Die in der Pflanzendecke der Erde gegenwärtig vorhandenen, scharf getrennten, nicht durch allmälige Uebergänge vermittelten Formen, die Arten, sind unter wesentlich gleich bleibenden äusseren Umständen zu hohem — in nicht wenigen Fällen nachweislich zu vieltausendjährigem Alter gelangt [3]); sie sind bei der Fortpflanzung eminent formbeständig, nur wenig zum Variiren geneigt. Die »Art« in unserem Sinne ist ein relativer, aber völlig fassbarer Begriff. Es kann nur als eine Begriffsverwirrung bezeichnet werden, wenn die Vertheidiger des Dogma von der absoluten Constanz der Species beklagen (wie mehrfach geschehen): die Lehre von der Veränderlichkeit der Formen und der relativen Fixirung der Formen durch Zuchtwahl verwische den Unterschied der Arten von einander, vernichte die Möglichkeit einer wissenschaftlichen Nomenclatur (oder Systematik, wie diese unerlässliche Schematisirung mit einem zu hoch gegriffenen Ausdrucke in der Regel bezeichnet wird) in den beschreibenden Naturwissenschaften.

Es liegt kein Grund vor, das für die Festigung geringerer Formabweichungen durch Zuchtwahl innerhalb eng begränzter Zeiträume gewonnene Ergebniss nicht weiter auszudehnen. Es ist vollkommen denkbar, dass während des überaus

1) L. Reichenbach, Deutschlands Flora, 2 (1839), p. 127 ff.

2) J. D. Hooker, flora indica, 1. — 3) worüber einige Seiten weiter Näheres.

langen, zweifellos sehr viele Jahrtausende betragenden Zeitraums des Bestehens lebender Wesen auf der Erde die schier endlose Mannichfaltigkeit der Formen der Organismen durch allmälige Differenzirung der Eigenschaften aus wenigen, ja selbst aus einem einzigen Organismus hervorgegangen sei, welcher neben der Fähigkeit zur Fortpflanzung mit derjenigen zum Variiren der Form und Eigenschaften seiner Nachkommenschaft begabt war. Dass die verschiedenartigen jetzt lebenden Pflanzen von einigen wenigen Urtypen abstammen, wird durch das Zusammentreffen aller Indicien, die zu sammeln vergönnt ist, zu einer der Gewissheit nahen Wahrscheinlichkeit.

Auf Gemeinsamkeit der Abstammung weiset vor Allem die wesentliche Aehnlichkeit der Pflanzenformen unter sich, die fernere oder weitere Verwandtschaft der differenten Formen; — ein Ausdruck, den die Naturforscher aller Zeiten und Nationen brauchen, und der nur als Blutverwandtschaft, als wahre Consanguinität aufgefasst einen greifbaren Sinn hat. Je tiefer unsere Kenntniss in den Entwickelungsgang der Einzelnformen eindringt, um so leichter wird es, diese Formen in zusammenhängende, und — was die essentiellen Züge der Entwickelung betrifft — fast lückenlose Reihen zu ordnen. Die Erforschung des Entwickelungsprocesses hat die anscheinend unüberschreitbare Kluft zwischen Kryptogamen und Phanerogamen überbrückt. Sie hat gezeigt, dass die Spore, bei den Muscineen und Gefässkryptogamen das Produkt eines geschlechtslosen Pflanzenindividuums, bei Moosen und Filicoïdeen nach der Keimung entweder beiderlei Geschlechtsorgane auf dem ihr entsprossten geschlechtlichen Individuum entwickelt, oder dass — wo die der Spore entkeimte Pflanze entweder nur männliche oder nur weibliche Geschlechtsorgane trägt (wie bei den Equiseten), dass dann die männlichen und die weiblichen Sporen äusserlich durch Nichts unterschieden sind. Bei den Rhizokarpeen und Selaginellen werden Sporen in gleicher Weise, wie bei Muscineen und Filicoïdeen angelegt, aber verschiedenartig ausgebildet: ein Theil der Sporen (in besonderen Sporenfrüchten entstanden) wächst zu relativ sehr bedeutender Grösse; ein Complex von vier solchen Makrosporen, in anderen Fällen eine einzige Makrospore verdrängt alle übrigen Sporen derselben Frucht; die Makrosporen entwickeln keimend eine Pflanze von geringem Umfang mit weiblichen, die kleinen Sporen eine noch kleinere, nur wenigzellige Pflanze mit männlichen Geschlechtsorganen, deren Zusammenwirken die geschlechtslose Generation erzeugt: die »Pflanze« der Rhizokarpee oder Selaginellee in gewöhnlichem Sinne. Die Pollenzellen der Phanerogamen entsprechen in ihrem Entwickelungsgange jenen Mikrosporen; ihr Keimungsprodukt, die geschlechtliche Generation, welche dem männlichen Prothallium z. B. von Salvinia analog ist, ist der Pollenschlauch. Den Makrosporen ähnlich zum Gewebe der Mutterpflanze verhalten sich die Embryosäcke der Coniferen, — die Entwickelung und der Bau des Eyweisskörpers, welcher in diesen Embryosäcken entsteht, entspricht bis in kleine Einzelnheiten denen der weiblichen geschlechtlichen Generation (dem aus, beziehendlich in der Makrospore entwickelten Prothallium) von Rhizokarpeen und Selaginelleen; der Nadelbaum ist das Produkt des Zusammenwirkens der männlichen Generation (des Pollenschlauchs) und der weiblichen (des Eyweisskörpers). Er ist unmittelbar eine geschlechtslose Pflanze; geschlechtlich ist er nur insofern, als er Fortpflanzungszellen hervorbringt — Pollenkörner und Embryosäcke — welche, zwar äusserlich auffällig verschieden, sich dennoch als Organe zu

erkennen geben, die durch eine höhere Steigerung derjenigen Differenzirung, welche Makrosporen und Mikrosporen verschieden macht, von einander geschieden, aber im tiefsten Grunde diesen gleichartig sind. Von den Coniferen ist es nur noch ein Schritt zu den angiospermen Phanerogamen mit noch einfacherer Bildung des Pollenschlauchs, noch einfacherer Entwickelung der Keimbläschen unmittelbar im Embryosack, ohne Vermittlung des Zwischengebildes des Eyweisskörpers. So führt eine ununterbrochene Reihe sanfter Uebergänge von den Phanerogamen zu den Moosen, und von diesen durch die Charen weiter rückwärts, und nach verschiedenen Richtungen zu den einfachst gebauten Organismen, deren sexuelle Fortpflanzung bekannt ist.

Wie sehr die mannichfaltige Gestaltung der verschiedenen Pflanzenformen durch für sie alle gemeinsame äussere Einwirkung in wesentlich gleichartiger Weise beeinflusst worden sein muss, tritt in der weit gehenden Uebereinstimmung gewisser Grundtypen dieser Gestaltung hervor; einer Uebereinstimmung, die bei Organen und Generationen der verschiedensten physiologischen Verrichtung, und morphologisch betrachtet der verschiedensten Dignität sich findet. So entspricht z. B. in allem Wesentlichen die Stellung und Richtung der Zweige, die Anordnung der Blätter der geschlechtlichen Generation der meisten Laubmoose den gleichen Verhältnissen bei der geschlechtslosen Generation der Coniferen und vieler angiospermer Phanerogamen; so wiederholt sich die bandähnliche Bildung des der Unterlage angedrückten Stängels der Marchantieen und blattlosen Jungermannieen unter den Podostemmeen [1]; so sind die zu Wurzeln modificirten adventiven Achsen der Gefässpflanzen unter sich im Wesentlichen gleichgestaltig.

Bei dem Blicke auf die minder grossen Züge der Organisation erscheinen freilich jene Reihen lückenhaft: eine nothwendige Folge schon des einen Umstands, dass besser den Umständen angepasste abgeleitete Formen derselben Stammform die, Uebergänge zwischen ihnen bildenden, minder günstig gestellten Zwischenformen nothwendig verdrängen mussten. Nur in Folge des Verschwindens von Reihen solcher Zwischenformen ist die Umgränzung der Arten möglich; nur in Folge des Aussterbens langer, und nach verschiedenen Richtungen hin differenzirter solcher Reihen ist die Unterscheidung von Gattungen, Familien und Ordnungen ausführbar. Dass aber auch in diesen relativ untergeordneten Beziehungen die Lücken nicht weit klaffende sind, das zeigt deutlich die Schwierigkeit der Umgränzung von Gattungen z. B. in den Gruppen der Vicieen und Cichoriaceen, die Schwierigkeit genauer Definition der Familien der Labiaten und Verbenaceen: der Rhinanthaceen, Scrophularineen, Orobancheen, Pedalineen, Gesneraceen, Crescentieen, Bignoniaceen u. s. w.; der Juncaceen, Liliaceen und Aroïdeen [2] u. s. f., von der Schwierigkeit der Charakterisirung der Arten vieler formenreicher Gattungen ganz zu schweigen.

Ein weiterer Umstand, der für die Fixirung der Arten durch Zuchtwahl aus mannichfaltigen Varietäten spricht, ist die Unvollständigkeit der Anpassung der Pflanzenarten an ihre Umgebung. Aehnlich dem Verhältnisse des menschlichen Auges zu den ihm obliegenden Leistungen — ist doch auch das gesunde Auge ein

1) Vergl. Tulasne, in Ann. sc. nat. III. Sér. Bot. 11, p. 97.

2) Rhodea — von Pothoïneen nur durch dicke getüpfelte Wände der Endospermzellen verschieden.

höchst unvollkommenes Instrument, mit groben optischen Fehlern behaftet, aber für seine Zwecke leidlich ausreichend — ähnlich diesem ist das Verhältniss der meisten wildwachsenden Arten zu ihrer Umgebung. Sie sind insoweit derselben adaptirt, dass sie im Stande sind, erfolgreich mit ihren vorhandenen Concurrenten um den Raum zur Existenz zu ringen. Aber die Adaption ist keine absolut vollständige, wie sie es doch — bei der erweislich sehr alten Existenz der Arten — sein müsste, wenn die Eigenschaften der Arten lediglich als das Produkt der auf sie wirkenden äusseren Einflüsse betrachtet werden sollten. Eine Pflanze kann für einen Wohnbezirk, der von ihrer ursprünglichen Heimat weit entlegen ist, der ein erheblich von dieser abweichendes Klima besitzt, besser adaptirt sein, als Pflanzen, die ihre Formen auf diesem Wohnbezirk erlangt und Jahrtausende hindurch gefestigt haben, sie kann besser in dem neuen Wohnbezirk gedeihen als in der alten Heimat. Die zahlreichen Einwanderungen fremder Unkräuter liefern massenhafte Beispiele für solche Vorgänge. Elodea canadensis hat seit 1842 in Grossbritannien, seit 1854 in den Niederlanden weite Strecken der Gewässer erfüllt und den Platz der heimischen Potamogetonen grossentheils eingenommen; Oenothera biennis, erst seit Ende des 17. Jahrhunderts in Europa sich ausbreitend, verdrängt fort und fort Verbasca, Rumices und Epilobien von kiesigen Stellen der Ufer unserer grösseren Flüsse [1]).

Eine bei Neubildung einer Abart auftretende Abweichung von dem bis dahin gewohnten Entwickelungsgange kann auch darin bestehen, dass Sprossungen, welche bisher ausgebildet wurden, verkümmern oder gar nicht angelegt werden. Der Fall ist nicht selten bei Culturpflanzen bekannter Abstammung; manche Erdbeersorten, die cultivirten Arten der Gattung Musa, die Ananas, die Corinthenrebe bilden keine Samen; die als Zierpflanzen gezogenen Gartenvarietäten der Hydrangea arborea, des Viburnum Opulus lassen sämmtliche Fortpflanzungsorgane der Blüthen verkümmern, die Ausbildung der Laubblätter ist eine viel geringere bei der Fragaria vesca monophylla, der Robinia Pseudacacia monophylla, den zerschlitztblättrigen Varietäten von Alnus glutinosa, Fagus sylvatica u. v. A. als bei den wildwachsenden Stammformen dieser Culturrassen. Derartige Variation ist der Erhaltung und Fortpflanzung der neu aufgetretenen Form entschieden ungünstig. Durch Verringerung der Oberfläche und Masse der chlorophyllreichen Theile wird die Assimilation beeinträchtigt; durch Verkümmern der Geschlechtsorgane der Blüthe wird die Vermehrung durch Samen unmöglich. Andere Culturrassen bieten Beispiele des Verkümmerns von Theilen, der Functionsunfähigkeit von Organen, die an der wildwachsenden Stammform vorhanden, aber für das Gedeihen der Pflanze nicht unerlässlich sind. Die (erblich sehr formbeständige) Rasse von Papaver Rhoeas, Papaver somniferum mit halbgefüllten Blumen entwickelt diejenigen Blattgebilde zu Corollenblättern, welche an der Stammform zu den äusseren Staubblattwirteln sich gestalten. Diese halbgefüllten Mohne sind an vielen Orten unausrottbare Gartenunkräuter. Stellaria media, Scleranthus annuus lassen ganz in der Regel einen Theil (Stellaria media meist den äusseren fünfgliedrigen Wirtel) ihrer Staubblätter fehlschlagen, und gehören doch zu den häufigsten und gemeinsten Pflanzen. Beispiele, welche der ersten dieser Reihen an-

1) Andere Beispiele in Menge sind aufgeführt in Alph. De Candolle Géographie botanique raisonnée.

gehören, können an wildwachsenden Pflanzenformen nur dann gefunden werden, wenn die Abänderung erst nach einer Aenderung der Existenzbedingungen eintritt. Varietäten, deren Wesen in einer Verminderung oder Vernichtung der Leistungsfähigkeit von Organen besteht, die unter den bisherigen Verhältnissen des Vorkommens unerlässlich waren, können auf die Dauer nicht bestehen. Wären aber, durch vorausgegangene Abänderung der Eigenschaften einer gegebenen Pflanzenform nach anderer Richtung, gewisse Organe überflüssig geworden, so können dieselben (sie müssen es nicht) verkümmern oder es kann ihre Bildung ganz unterbleiben, ohne dass dadurch dem Dasein der modificirten Form ein Ziel gesetzt würde. Die Prämissen der Darwin'schen Hypothese zugegeben, ist es selbstverständlich, dass chlorophylllose, also zur Assimilation anorganischer Nährstoffe unfähige Gewächse von formähnlichen, chlorophyllhaltigen Pflanzen abstammen müssen: die Lathraeen etwa von einer halbparasitischen, grünblättrigen Rhinanthacee, die Orobanchen von einer chlorophyllhaltigen Personate, die Pilze und Flechten von grünen Algen. Die Variation der Entwickelung, welche in dem Unterbleiben der Chlorophyllbildung besteht, kann erst nach der Entwickelung der Eigenschaft eingetreten sein, alle Nährstoffe aus der Substanz lebender oder verwesender Organismen aufzunehmen. — Die zweite Reihe jener Erscheinungen, die Verkümmerungen von Sprossungen, deren Dasein für das dauernde Gedeihen der verarmten neuen Abart nicht unerlässlich ist, tritt dagegen in der freien Natur massenhaft auf. Die Blüthen der grossen Mehrzahl der monöcischen, und eines beträchtlichen Theils der diöcischen Phanerogamen sind dadurch eingeschlechtlich, dass in den weiblichen Blüthen die Staubblätter, in den männlichen die Fruchtblätter verkümmern. Auf Verkümmerung der apicalen Theile der Blattanlagen beruht die eigenthümliche Tracht der phyllodientragenden Acacien, u. s. f. — Wo die Rudimente nicht zur Ausbildung gelangender Sprossungen bei einer Pflanzenart sichtbar sind, da ist deren Abstammung von einer ähnlichen, reicher ausgestatteten (möglicherweise nunmehr ausgestorbenen und verschwundenen) Form ausser Zweifel. Wo auch die Anlegung bei ähnlichen Arten sich vorfindender Gebilde gänzlich unterbleibt, wie z. B. die der Blätter bei den Arten von Cereus, Echinocactus und anderen Cacteen, da mag deren Abkunft von einer entwickelteren Form aus dem Vorkommen rudimentärer analoger Bildungen bei sehr ähnlichen Formen (der Blätter z. B. bei den Opuntien), und völlig ausgebildeter analoger Gebilde bei anderen ähnlichen Formen (der Blätter von Peireskia z. B.) erschlossen werden. Die Darwin'sche Hypothese fordert die Consequenz, dass aus einer reich mit differenten Sprossungen und Organen ausgestatteten Form eine dürftig ausgerüstete nicht allein gelegentlich einmal sich entwickeln, sondern auch unter zufällig günstigen äusseren Verhältnissen dauernd sich erhalten, sich vermehren und erobernd um sich greifen könne.

Es wäre die directe Prüfung der Richtigkeit der Darwin'schen Anschauungen möglich, wenn die sämmtlichen oder doch die grosse Mehrzahl der einst auf der Erde vorhanden gewesenen verschiedenen Formen der Organismen als Petrefacten erhalten und uns bekannt wären. Die ausgestorbenen Uebergänge zwischen jetzt disjuncten Formen müssten dann vorhanden sein; und je tiefer hinab in die Schichten der sedimentären Gesteine man stiege, um so mehr Formen müssten sich vorfinden, welche als Stammformen sehr verschiedener, nach verschiedenen Richtungen weit abweichender Arten sich darstellen würden. Mit vollstem Rechte

hat Darwin nachdrücklich hervorgehoben [1], wie unvollständig die fossile Erhaltung der Organismen älterer Perioden der Erde, und wie unvollständig unsere Kenntniss dieser Fossilien ist; — so unvollständig, dass aus der Seltenheit des Vorkommens von Uebergängen zwischen differenten Formen, aus unserer Unkenntniss der ältesten, frühest aufgetretenen Organismen kein treffender Einwurf gegen Darwin's Theorie erhoben werden kann. Aber alle genau ermittelten Thatsachen harmoniren mit jener Theorie, und seit durch ihr klares und kühnes Aussprechen den Forschern die Binde des Vorurtheils von der Unveränderlichkeit der Species von den Augen genommen ist, mehrt jedes Jahr die Einzelbelege für das Zutreffen der Schlüsse Darwin's.

Die Phytopaläontologie ist bei derartigen Untersuchungen weit im Nachtheile gegen die Zoopaläontologie. Alle Theile des Pflanzenkörpers sind leichter und rascher durch Verwesung zerstörbar, als die Knochen der Wirbelthiere, die Hüllen vieler Wirbellosen. Der pflanzlichen Petrefacten giebt es im Ganzen weniger, als der thierischen. Die am Ersten noch ihre Form durch Verkieselung vollständig erhaltenden Hölzer haben keine die Art mit genügender Schärfe charakterisirenden Merkmale; höchstens solche, welche Gattungsgruppen kennzeichnen. Unterschiede, denen ähnlich, welche zur Trennung der Species innerhalb der auf mikroskopische Untersuchung der Anatomie fossiler Hölzer gegründeten Gattungen Thuioxylon, Pinites, Peuce, Taxoxylon u. A. benutzt wurden, lassen sich auch im Holze verschiedener Individuen, oder selbst eines und desselben Individuums jetzt lebender Arten auffinden. Mit den Abdrücken von Blättern oder Zweigen steht es häufig nicht viel besser, namentlich dann, wenn diese Abdrücke in grobkörnigem und theilweise krystallinisch gewordenem Material geschehen sind. Vollständig erhaltene Petrefacten von Blüthen und Früchten sind im Allgemeinen äusserst selten. Es ist kaum Hoffnung vorhanden, in Schichten, welche unter den silurischen liegen und in Glimmerschiefer oder Gneis metamorphosirt sind, Pflanzenreste zu finden [2]. Die ältesten bekannten Pflanzenformen sind die des Uebergangs- und des Steinkohlengebirges — Pflanzen von wesentlich übereinstimmendem Charakter, zum nicht geringen Theile von (selbst durch Beobachter, welche an die absolute Stabilität der Art unbedingt glaubten, zugestandener) Identität der Gattung mit jetzt noch lebenden Pflanzenformen [3]. Diese älteste bekannte, ziemlich reiche Flora (über 600 differente Formen) ist charakterisirt nicht sowohl durch die Anwesenheit völlig fremdartiger Typen, als durch die Abwesenheit jetzt vorhandener. Es ist kein Phytopaläontolog veranlasst gewesen, für irgend eine, ihrer Anatomie oder Fructification nach genauer bekannte Steinkohlenpflanze eine völlig neue Ordnung im System aufzustellen. Ueber die systematische Stellung auch der, von jetztlebenden am Weitesten abweichenden Formen ist kein Zweifel. Die Calamiten sind Reste (Steinkerne?) von Equiseteenstämmen; die Lepidodendren, die Sigillarien (und die Stigmarien genannten Wurzeln derselben) gehören zu den Selaginelleen [4]. Und daneben kommen in Masse Formen vor,

1) Darwin, Origin of species, p. 279.

2) Thierreste sind in einem, durch Schichten von 30,000 Fuss Mächtigkeit von der untersten silurischen Schicht getrennten, Gestein Canada's gefunden: das Eozoon Carpenter's, eine Rhizopode. — 3) Unger, Synopsis plant. fossilium, p. 269 ff.

4) Völlig zuverlässig so nach der Auffindung unzweifelhafter, z. Th. an Lepidodendron-Aesten sitzender Fruchtstände, mit Mikro- und Makrosporangien, wie sie P. W. Schimper 1864

welche von jetzt noch lebenden Gewächsen kaum oder gar nicht differiren: Farrnkräuter, Equiseten [1]), Cycadeen, selbst einige Coniferen [2]). So finden sich in der ältesten erhaltenen Flora der Erde bereits Formen, die Jetztlebenden ganz nahe stehen: die Typen der Farrn, Cycadeen und Coniferen, und auch die der Equiseten, Selaginellen und Lycopodiaceen sind überaus alte. Aber Gymnospermen und einige nicht allzu deutliche Reste von Monokotyledonen sind Alles, was aus diesen ältesten pflanzenführenden Schichten von Phanerogamen bekannt ist; Dikotyledonen wurden bis jetzt keine gefunden.

Der Charakter der erhaltenen Pflanzenreste bleibt mehrere Schichtenstockwerke hindurch im Ganzen derselbe. Einigermaassen reichlich sind deren nur im Buntsandstein, dem Keuper, dem Unter- und Oberjura gefunden. Während in Steinkohlengebirgen die Masse der baumartigen Selaginelleen- und Lycopodiaceen-Reste weitaus die der übrigen überwiegt, treten diese im Buntsandsteine und den auf ihn folgenden Schichten weit zurück, dagegen sind im Keuper ein Equisetum und Cycadeen besonders häufig, während im Bonebed und der unteren Lias eher die Coniferen vorwiegen. Die Zahl der Monokotyledonen mehrt sich; aus dem Keuper sind auch 2 angiosperme Dikotyledonen bekannt [3]). Unter den ziemlich spärlichen pflanzlichen Fossilien der Kreideformation ist deren Zahl schon grösser — es finden sich u. A. Betulaceen, Carpineen, Juglandeen, Salicineen. In der Tertiärflora endlich liegt eine reiche Fülle mannichfaltiger Pflanzenformen vor; Formen die denen der Jetztzeit so ähnlich sind, dass es nur in ganz vereinzelten Fällen nöthig war, für erhaltene Blüthen- und Fruchtreste neue Gattungen zu gründen; dass die Aehnlichkeit vieler Formen mit jetztlebenden eine so grosse ist, wie die zwischen einer lebenden Stammform und einer unter unseren Augen entstehenden Varietät, so dass die Wahrscheinlichkeit der Abstammung der, tertiären Pflanzen homologen, jetztlebenden Formen von jenen allseitig anerkannt wurde [4]).

Die tertiären Pflanzenreste jüngerer Ablagerungen unterscheiden sich von denen älterer Schichten aus dem nämlichen Landstriche durch immer zunehmende Verähnlichung der Flora mit der, welche gegenwärtig dieselbe Oertlichkeit bewohnt [5]). Die Pflanzen des Obereocens am Fusse der jetzigen Alpen, die vom Monte Bolca z. B. sind der Mehrzahl der Individuen und der Arten nach solche Formen, wie sie gegenwärtig den Tropenländern eigenthümlich sind, und zwar vorzugsweise solche von ostindisch-australischem Typus [6]). In den miocenen Ablagerungen der Schweiz treten die tropischen Formen weit zurück; die Typen,

---

auf der Naturforscherversammlung in Giessen vorzeigte (amtl. Bericht über dieselbe 4, p. 141 — Das von R. Brown Triplosporites genannte Gebilde (Transact. Linn. soc. 20, p. 469) ist ein solcher Lepidodendron-Fruchtstand, welcher in dem von R. Brown allein abgebildeten oberen Theile nur Mikrosporangien enthält.

1) Eines z. B. ist abgebildet von Bronn in Bischoff, kryptog. Gew. 1, Nürnberg 1828. Taf. 6, Fig. 4.

2) z. B. eine Tanne: Pinus anthracina, Lindley and Hutton, fossil flora of Great-Britain. 2, Taf. 164. — Coniferenfrüchte sind freilich noch nicht mit Sicherheit aus dem Steinkohlengebirge bekannt; doch ist Trigonocarpon Hook. f. (J. D. Hooker u. Binney, philos. Transact 1855, p. 149) sehr wahrscheinlich der Same einer Taxinee.

3) Schenk, in Würzb. naturwiss. Zeitschr. 4, p. 65 ff.

4) Heer, Klima und Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes, Zürich 1860, p. 86. Anm

5) Heer, a. a. O. p. 131, p. 134. — 6) Heer, a. a. O. p. 79.

die jetzt den Gewächsen des wärmeren Nordamerika angehören, herrschen vor, begleitet von japanesischen, australischen Typen, denen in den oberen Stufen mehr und mehr europäische, insbesondere Formen der jetzigen Mittelmeerflora sich beimischen. In der obersten Stufe (zu welcher die Oeninger Petrefacten gehören) verhält sich die Zahl der amerikanischen Typen zu der der asiatischen = 8 : 3, zu der der europäischen = 8 : 5; in der nächstunteren Stufe sind diese Verhältnisse beide = 2 : 1 [1]).

Sehr viele Pflanzen der Tertiärzeit hatten sehr grosse Wohnbezirke. Es kommt bei ihnen relativ weit häufiger, als bei jetzt lebenden, die Verbreitung in einer ganzen Zone der Erde vor. — Die Tertiärflora jeder Stufe solcher Oertlichkeiten Mitteleuropas, von denen zahlreiche Pflanzenreste erhalten sind, war ungleich mannichfaltiger und formenreicher, als die jetzige Pflanzendecke derselben Landstriche. So sind z. B. aus der Schweiz in 25 Familien, welche in der Jetzt- und in der Tertiärzeit vertreten sind, 253 tertiäre Holzpflanzen bekannt; jetztlebende nur 152 [2]), von denen 48 hochalpine sind. Die 736 aus der Schweiz genauer bekannten Phanerogamen der Tertiärzeit vertheilen sich auf 89 Familien, daher durchschnittlich auf die Familie 8 Arten fallen, in der jetzigen Schweizerflora aber 22,2. Die Durchsicht der tertiären Florenverzeichnisse [3]) zeigt sofort, dass aus Mitteleuropa eine grosse Zahl wohl charakterisirter Pflanzenformen verschwunden ist, die einst hier lebten, wie z. B. Taxodium, Cinnamomum, Dryandra, Banksia, Sapindus, Dodonaea, Celastrus, Zanthoxylon, Ailanthus, Robinia, Dalbergia, Caesalpinia, Cassia. Die jetzige Flora Mitteleuropas zeigt nur einen kümmerlichen Rest der schöneren und reicheren tertiären; der Verlust den sie durch Aussterben vieler Formen erlitten hat, ist innerhalb der unter den tertiären Petrefacten vertretenen Formenkreise durch das Erscheinen neuer Formen bei Weitem nicht ersetzt worden [4]).

Die Ursachen dieser Verarmung an Formen unserer heutigen Flora sind bekannt. Zwischen der Tertiärzeit und der Gegenwart liegt die Eiszeit — eine Periode, in welche die Hebung der höchsten Gebirge Europas fällt. Während der langen Periode, in welcher die Masse des Schneefalls so gross war, dass Gletscher sich bildeten, welche von den Alpen bis auf den Kamm des Jura und bis weit in das schwäbische Hügelland reichten, dass deutsche Mittelgebirge Gletscher trugen — da musste das durch die häufige und dauernde Bewölkung des Himmels, durch die Menge der wässerigen Niederschläge, durch die Anwesenheit ungeheurer Eismassen im Flachlande verschlechterte Klima der Vegetation der an einen milderen Himmel angepassten Gewächse der Tertiärzeit ungünstig werden. Sie wurden, an den noch bewohnbaren Plätzen, durch solche ihrer Wohngenossen, die der Ungunst des Klima zu widerstehen vermochten, und durch Pflanzen rauherer Himmelsstriche verdrängt, deren Samen vom Pole her einwanderten. In günstigeren Himmelsstrichen mochten die Nachkommen der Formen ihr Dasein

1) Heer, Klima und Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes, Zürich 1860, p. 59.

2) Ders. a. a. O. p. 88. — 3) Ders. a. a. O. p. 152 ff.

4) Formen, die erst nach der Tertiärzeit in Europa aufgetreten sind, sind z. B. Fagus sylvatica, Castanea vesca, die gelappt-blätterigen Eichen. Reste der letzteren beiden Formen finden sich in tertiären Ablagerungen des nordwestlichen Amerika, was — mit der Verbreitung der genannten drei Baumformen in Europa zusammengehalten — auf eine Einwanderung derselben von Osten her hinweiset: A. De Candolle in Ann. sc. nat. 4e S. Bot. 17, p. 49.

fristen, welche der Concurrenz mit besser ausgerüsteten Mitbewerbern erlagen. Aber den Samen (deren nur wenige einen irgend breiteren Meeresarm ohne Verlust der Keimkraft zu durchschwimmen vermögen) war in Europa durch die Configuration von Land und Meer die Möglichkeit der Wanderung südwärts fast ganz abgeschnitten. Nur unter ausnahmsweise begünstigenden örtlichen Verhältnissen, in geschützten Winkeln der Mittelmeerküste z. B. vermochten die der Wärme und des Lichts am Meisten bedürftigen Flüchtlinge die Eiszeit zu überstehen, und nach endlicher Abnahme der Eismassen, nach Eintritt heitereren und wärmeren Wetters ihre Nachkommen zur theilweisen Wiedereroberung des einst besessenen Wohnlandes auszusenden, vor denen dann viele der Eindringlinge in die Hochgebirge zurückweichen mussten. Dass während jener langedauernden schädlichen Einflüsse viele Formen ganz zu Grunde gehen mussten, bedarf ebensowenig einer näheren Ausführung, als die Wahrscheinlichkeit, dass die heimkehrenden oder anderwärts erhaltenen Formen ihre Gestaltung während der langen Frist etwas modificirt hatten. Dies eine Beispiel möge veranschaulichen, wie aus dem Gange der Geschichte der Erdrinde; aus den, durch langsame Hebungen des Meeresbodens über und Senkungen festen Landes unter den Meeresspiegel nothwendig bedingten, Wanderungen der Pflanzenformen einer in ihrer Flora etwas genauer bekannten geologischen Periode die geographische Vertheilung der Pflanzen der Jetztzeit sich mit Zuhülfenahme der Darwin'schen Theorie befriedigend erklärt [1]). Auf einem anderen Wege als auf diesem ist die Erklärung der frappantesten Thatsachen der Pflanzengeographie überhaupt nicht möglich [2]: solcher Thatsachen, wie das Vorkommen der gleichen oder ähnlichen Pflanzenformen auf hohen Gebirgen einerseits und in hohen Breiten, die unter annähernd gleichen Längengraden liegen, andererseits (Polarpflanzen auf Alpen, Pyrenäen, White Mountains, Anden, Altai und Himalaya, selbst noch auf den Sunda-Inseln; patagonische Formen auf den südamerikanischen Anden und den Gebirgen von Venezuela; australische Formen auf den Hochbergen Borneos, einzelne selbst noch auf dem Himalaya). Ferner die Gleichartigkeit der circumpolaren arktischen Vegetation, die nach Süden hin allmälig in den verschiedenen Continenten immer verschiedener wird, um endlich in den Südspitzen von Afrika, Australien und Amerika tiefer gehende Differenzen darzubieten, als sie zwischen anderen Ländern gleicher geographischer Breite bestehen, u. s. f. So liefern die phytopaläontologischen und phytogeographischen Verhältnisse ein weiteres, schwer wiegendes Indicium für die Richtigkeit von Darwin's Theorie.

Die Darwin'sche Theorie will nicht und kann nicht Aufschluss geben über die erste Entstehung der Organismen. Als gegeben setzt sie voraus: lebende Wesen entstanden durch eine nicht weiter zu erklärende Ursache, begabt mit der Fähigkeit der Fortpflanzung, der Hervorbringung von Nachkommen mit denen der Eltern ähnlichen, oder von denen der Eltern etwas abweichenden Eigenschaften. Ueber die Beschaffenheit der ältesten, ursprünglichen Organismen lässt uns die Erfahrung völlig im Stiche (S. 573). Es ist aber vollkommen selbstverständlich, dass die zuerst auf der Erde erscheinenden pflanzlichen Organismen die Fähigkeit der Assimilation

1) Weitere Ausführungen geben Darwin, on the origin of species, p. 346 ff.; J. D. Hooker introduct. essay to the flora of Tasmania, London 1859.

2) A. De Candolle, Géogr. botanique, p. 1334.

nicht organischer Stoffe besitzen, dass sie chlorophyllhaltig sein mussten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sie von sehr einfachem Baue, einzellige Individuen waren, deren Wachsthum nach verschiedenen Richtungen hin wenig different, deren Form im ausgebildeten Zustande kugelig war [1]). Solcher Pflanzen giebt es gegenwärtig noch sehr viele: die Arten der Gattungen Pleurococcus, Cystococcus, Eremosphaera u. A. Die kleineren derartigen Formen treten auch unter solchen Verhältnissen auf (z. B. bei längerem Stehen ausgekochten Brunnenwassers, dem etwas — etwa 2% — Kalksalpeter zugesetzt war, in verschlossenem gläsernem Kochgefässe, das aber etwas atmosphärische Luft enthalten muss, an der Sonne), welche die Möglichkeit auch zur Jetztzeit noch stattfindenden Urzeugung wenigstens nicht ausschliessen; nicht ausschliessen, dass in der Versuchsflüssigkeit anorganische Substanzen zur Bildung eines oder einiger erster Keime jener einfach gebauten Algen zusammentreten. Es wird sehr schwer sein, durch Versuche, welche keine Bemängelung zulassen, festzustellen, dass solche absolute Neubildung von Organismen auch in der Gegenwart noch stattfinde. Doch habe ich Grund, das endliche Gelingen derartiger Versuche für wahrscheinlich zu halten. Gelingen sie, so ist damit zwar nicht erwiesen, dass auch in früheren Erdperioden, bei anderer Zusammensetzung der Atmosphäre, anderen Verhältnissen der in Wasser gelösten Stoffe, anderer Temperatur ganz ähnliche Organismen aus anorganischem Stoffe sich gebildet haben. Immerhin aber wird die weitere Erörterung von der Voraussetzung auszugehen haben, dass die Organismen, welche die ersten Stammeltern der jetzt lebenden complicirtesten Pflanzenformen waren, jenen höchst einfachen Bau besassen.

Mit der Annahme dieser Voraussetzung erhebt sich eine Schwierigkeit. Die Complication der äusseren Form und des inneren Baues der vorhandenen Gewächse schreitet, von jenen einfachsten Formen ausgehend, nach einer Hauptrichtung hin vor, wenn auch in divergirenden Einzelrichtungen; so dass die Aufeinanderfolge der Formen durch das Bild einer baumartigen Verzweigung sich ausdrücken lässt, und nicht nach sehr verschiedenen Richtungen hin ausstrahlt. Nach der Darwin'schen Theorie müssten ferner die für das Gedeihen des Organismus gleichgültigen Gestaltungen die variableren, die nützlichen dagegen die constanteren sein. Die Erfahrung zeigt das Gegentheil: rein morphologische Eigenthümlichkeiten, z. B. die Stellungsverhältnisse der Sprossungen einer gegebenen Pflanzenform, variiren bei der Cultur kaum jemals, die Abänderung der physiologischen Function bestimmter Organe, durch Aenderung ihrer Structur und Gestalt ist dagegen sehr häufig. Diese Erwägungen [2]) führten Nägeli zu

---

1) Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865, p. 13.

2) Einige neben diesen wesentlichsten Bedenken gegen die Nützlichkeitstheorie erhobene Einwürfe Nägeli's scheinen mir nicht zutreffend. Dass zu verschiedenen Altersperioden der Erde, oder gleichzeitig an weit von einander entlegenen Stellen ihrer Oberfläche unter genau gleichen Verhältnissen niemals ganz ähnliche Formen von Organismen sich bildeten, ist erstens für die einfachsten Organismen zweifelhaft, und zweitens ist nicht erwiesen, vielmehr ist es höchst unwahrscheinlich, dass gleichzeitig an weit auseinanderliegenden Orten der Erdoberfläche, oder zu weit auseinanderliegenden Zeiten jemals genau die gleichen äusseren Einwirkungen auf entstehende oder entstandene Organismen stattgefunden haben. Dass auch jetzt noch, neben höchst complicirten, höchst einfach gebaute Pflanzen vorkommen, kann sowohl durch die, an sich wahrscheinliche, Annahme der noch heute fortdauernden absoluten

dem Schlusse, es sei ausser der Darwin'schen Nützlichkeitstheorie auch die Theorie der Vervollkommnung anzunehmen. »Diese fordert die Annahme, dass die »individuellen Veränderungen nicht unbestimmt, nicht nach allen Seiten gleich-»mässig, sondern vorzugsweise und mit bestimmter Richtung nach Oben, nach »einer zusammengesetzteren Organisation zielen. Sie führt zu dem Schlusse, dass »die Entwickelung der organischen Reiche nicht planlos herum tappe und ihr »Correctiv nicht lediglich in der Existenzfähigkeit finde, sondern dass sie nach »bestimmtem Plane erfolge. Es ist hierfür keine übernatürliche Einwirkung nöthig, »welche den Abänderungsprocess leitet. Wie aus einer Eyzelle, vermöge ihrer »chemischen und physikalischen Zusammensetzung, nur eine bestimmte Pflanzen- »oder Thierspecies sich entfaltet, so ist in den durch Urzeugung entstandenen »einzelligen Organismen blos die Möglichkeit der Entwickelungsreihen, wie sie »uns im Pflanzen- oder Thierreiche entgegentreten, enthalten«[1]. Ein neu entstandener Organismus soll also, vermöge der seiner Materie inhärenten Kräfte, bei Weiterentwickelung oder Fortpflanzung nur nach bestimmter, wenig divergenter Richtung hin seine Eigenschaften, insbesondere seine Formen, ändern können.

Diese Hypothese scheint mir entbehrlich. Wenn auch im Laufe vieler Jahrtausende viele Verhältnisse der Aussenwelt, welche den Entwickelungsgang der Pflanzen beeinflussen mussten, tief greifende Modificationen erfahren haben, so sind doch gewisse Agentien in der Richtung ihrer Einwirkung auf jedes sich entwickelnde Gewächs von Anfang an beständig sich gleich geblieben. So die Schwerkraft, welche — Unverändertheit des Schwerpunkts der Erde vorausgesetzt — stets in der absolut gleichen Richtung wirkte wie jetzt, so die Beleuchtung durch die Sonne, welche für jeden Punkt der Erdoberfläche von je dieselbe Reihenfolge allmälig sich ändernder Richtungen einhielt. Haben solche Agentien auf die Richtungen der Massenzunahme wachsender Pflanzen einen Einfluss, so muss dieser durchgehend, bei den differentesten Pflanzenformen, in gleichsinniger Art sich äussern. Nun sind aber die Sprossungen der Pflanze wesentlich zur Lothlinie und zur Richtung intensivster Beleuchtung orientirt; sie werden nachweislich nicht nur in ihren Richtungen, sondern auch in ihren Gestaltungen durch Aenderung der Beleuchtungsrichtung, durch Entziehung des Lichts, durch Ersetzung der Schwerkraft durch eine andere Kraft modificirt. Es wird die Aufgabe der nächsten §§ sein, dies im Einzelnen darzuthun. Dass auch andere, in Bezug auf ihre Beeinflussung der Formenbildung der Pflanzen zur Zeit noch unerforschte Kräfte in ähnlicher Weise thätig sind, ist wahrscheinlich. Wärme wird in constant der gleichen Richtung von den Pflanzen in den Weltraum ausgestrahlt; magnetische und elektrische Ströme durchziehen den Pflanzenkörper zwar in allen denkbaren Richtungen, vorzugsweise aber doch in derjenigen der Lothlinie. — Halte ich jene von Anfang an durchaus gleichartige Einwirkung zweier, die Gestalt der

Neuentstehung von einfachsten Organismen erklärt werden, als auch durch die Erwägung dass die einfachsten Pflanzen entweder nur an solchen Standorten vorkommen, an welchen complicirtere nicht gedeihen können, oder dass sie Standorte, welche durch irgend eine Zufälligkeit pflanzenleer geworden sind, nur transitorisch, bis zur Verdrängung oder Vernichtung durch complicirtere Organismen bewohnen. Wenn nach dem ersten Auftreten einfachster Organismen unter Individuen mit nur wenig differenten Eigenschaften, und unter einer geringeren Zahl verschiedener Formen Concurrenz stattfand, so muss sie dafür um so lebhafter sein.

1) Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865, p. 27.

Pflanzen mächtig beeinflussender Kräfte zusammen mit der Erwägung, dass Complication des Baues, dass der Uebergang einer wachsenden einzelligen Pflanze in einen mehrzelligen Zustand, die Herstellung eines Fachwerks aus kleinen Hohlräumen mit in Spannung befindlichen Wänden, die Entwickelung von Gewebmassen mit starren Wänden (die Verholzung) durch die Festigung, welche sie dem Pflanzenkörper verleihen, von dem entschiedensten Vortheile für das Gedeihen desselben, für die Möglichkeit seiner Volumenzunahme über ein gewisses Maass hinaus sein müssen, indem durch jene Festigung seine Widerstandsfähigkeit gegen äussere Schädlichkeiten potenzirt ward, so erklärt sich mir hinreichend die bei aller Mannichfaltigkeit doch gleichartig, in demselben Sinne erfolgte und erfolgende Entwickelung der Gestalt und Steigerung der Complication des Baues der ausgestorbenen wie der lebenden Pflanzenformen.

Wohl aber bedarf die Darwin'sche Theorie des Correctivs der Untersuchung, in wie weit von Aussen auf den Organismus wirkende Kräfte für dessen Gestaltung maassgebend sind. Mit dieser Frage hat der Autor jener Theorie sich nicht beschäftigt. Die Nützlichkeitstheorie, ausgehend von der in ihrem Warum ganz unbekannten Neigung der Organismen, ihre Eigenschaften gelegentlich etwas abzuändern, erklärt jede in der Natur vorkommende Gestaltung oder sonstige Eigenschaft eines Organismus für eine Anpassung an die äusseren Verhältnisse, und erklärt damit zu viel; sie schneidet die Erforschung der nächsten Ursachen ab. Die Thatsache z. B., dass die senkrecht wachsenden Sprossen einer Kastanie fünfzeilig, die gegen den Horizont geneigten zweizeilig beblättert sind, erklärt sich nach der Nützlichkeitstheorie sehr leicht, wenn auch nicht einfach: an den verticalen Achsen werden die Blätter dann der Beleuchtung von Oben die meiste Oberfläche, ohne Beschattung des einen durch das andere darbieten, wenn sie schraubenlinig stehen; an den von der Lothlinie divergirenden Zweigen dagegen bei zweizeiliger Blattstellung. Durch Erblichwerden der Eigenschaft, an der Hauptachse die Blätter nach der Div. $^2/_5$, an den Seitenzweigen aber zweizeilig anzulegen, könnte jene Anpassung zu Stande gekommen sein. Der Versuch aber zeigt, dass die zweizeilige Stellung der Blätter an den von der Verticale abgelenkt wachsenden Achsen durch die Einwirkung der Schwerkraft verursacht wird. Es ist eine der nächsten und dringendsten Aufgaben der Forschung, auf die oben ausgesprochene Frage Antworten zu suchen. Selbstredend ist bei der Untersuchung der Beeinflussung der Gestaltung der, von ihrer Umgebung im höheren Grade abhängigen, dazu auch dem Experiment leicht sich unterwerfenden Pflanzen eher ein Erfolg zu erhoffen, als bei der gleichen Untersuchung an Thieren. Sei im Folgenden der Anfang davon gemacht.

§ 23.

Beeinflussung der Gestaltung der Pflanzen durch in Richtung der Lothlinie wirkende Kräfte.

Die Kräfte, welche die Formen sich entwickelnder Pflanzentheile bestimmen, sind gegenwärtig zum weitaus grösseren Theile noch völlig unbekannt. So vor Allen diejenigen, welche die specifisch verschiedenen, erblich beständigen Gestaltungsvorgänge bedingen. Wir vermögen zur Zeit kaum die Ursachen zu ahnen,

aus welchen das Wachsthum der Pflanze bestimmte Richtungen bei der Auszweigung der Achse, der Anlegung von Blättern, der Ausbildung derselben u. s. w. einschlägt. Wenn wir auch ermitteln können, dass das Maass des Breitenwachsthums der Basen der letztzuvor gebildeten Blätter bestimmend ist für den Entstehungsort und die Stellung neu auftretender Blätter; wenn überhaupt vielfach in deutlicher Ausprägung eine nahe Beziehung hervortritt zwischen der Stellung bereits gebildeter seitlicher Sprossungen und derjenigen neu sich bildender, so ist uns doch das Ursächliche dieser und ähnlicher nächster Vorbedingungen der Neugestaltung verborgen, und wir sind, um den Entwickelungsgang zu begreifen, lediglich auf die Hypothese Darwin's angewiesen. Dies gilt vielfach selbst von den einfachsten Vorgängen. Wir kennen z. B. nicht den Grund, aus welchem Pinus silvestris nach der Blüthezeit die Stiele ihrer Zapfen abwärts krümmt, während dieselben Organe bei Pinus Laricio und P. Mughus aufrecht bleiben. Wenn auch die Mechanik dieser und vieler ähnlicher Vorgänge mit Leichtigkeit sich ergründen lässt, wenn auch leicht einzusehen ist, dass bei P. silvestris die Richtungsänderung das Ausstreuen der Samen erleichtert und somit einen Vortheil bringt, so ist damit doch noch nicht erklärt, warum — um bei dem gewählten Beispiel stehen zu bleiben — an neben einander stehenden Individuen der genannten Arten, unter gleichen äusseren Umständen, bei Pinus silvestris die den Zapfenstiel abwärts krümmende Aenderung der relativen Maasse der Gewebespannung eintritt, während sie bei P. Laricio und P. Mughus unterbleibt.

Einige bekannte Kräfte, welche auf jedes vegetirende Gewächs nothwendig einwirken, beeinflussen indess die Gestaltung sehr vieler Pflanzen und Pflanzentheile, wenn sie auch nur in zweiter Reihe formbestimmend sind. In erster Linie sind die specifischen, erblichen, unbekannten bildenden Kräfte thätig. Mit ihnen zusammen aber wirken bekanntere, ausserhalb der Pflanze thätige Kräfte, und dieses Zusammenwirken liefert ein Ergebniss gemischter Natur; eine Gestaltung, welche den in Nebendingen bestimmenden Einfluss der zweiten Kraft zu erkennen giebt. In der vor allen augenfälligsten Weise wird die Form der Pflanzen beeinflusst durch eine in Richtung der Lothlinie thätige Kraft oder Summe von Kräften. Nicht allein bewirkt nachweislich die Einwirkung der Schwerkraft eine Aufwärtskrümmung der völlig oder nahezu ausgebildeten Pflanzentheile, in denen ein erhebliches Maass von Spannungsdifferenzen zwischen verschiedenen Zellmembranen besteht, und eine Abwärtskrümmung solcher Theile, in denen diese Spannung fehlt (S. 282), — Verhältnisse welche von entscheidendster Bedeutung für den Haushalt wie für die Tracht der ganzen Pflanze und einzelner Auszweigungssysteme sind, — sondern auch während der Anlegung und auf den ersten Stufen der Ausbildung neuer Theile tritt vielfältig der die Gestaltung wesentlich mitbestimmende Einfluss einer in verticaler Richtung wirkenden Kraft hervor. So ist es bei der unendlichen Mehrzahl, sehr wahrscheinlich bei der Gesammtheit der symmetrischen Bildungen; bei den Pflanzentheilen, welche solcher Art gestaltet sind, dass sie durch nur einen Schnitt in zwei einander ähnliche Hälften zerlegt werden können, deren eine das Spiegelbild der anderen darstellt. Einzelnbildungen oder Sprossungscomplexe, welche für sich betrachtet asymmetrisch erscheinen, sind gemeinhin zu anderen gleichartigen Bildungen desselben Individuums symmetrisch. Dies gilt von den seitlichen Blättchen gefiederter und gefingerter Blätter von Leguminosen, Rosaceen, Hippocastaneen, von den Zweigen mit

zweizeilig gestellten Blättern von Celtis, Ulmus, Fagus, Begonia, Cucurbita u. v. A. ebenso gut, als von den seitlich abstehenden (nicht in einer durch die Achse des Stängels gelegten Verticalebene inserirten) asymmetrischen Blättern gegen den Horizont geneigter Zweige von Gewächsen mit dreizeiliger (gerade oder schief dreizeiliger) Blattstellung, wie z. B. Quercus, Liquidambar, Rhus Cotinus, und von den asymmetrischen Blüthen der Marantaceen, von denen zwei in demselben Wirtel aufeinander folgen, die zu einander symmetrisch sind. In allen diesen Fällen ist (für die Auszweigungen mit transversaler Distichie der Blätter in der weiterhin zu erörternden Modification) die Ebene jenes in zwei symmetrische Hälften theilenden Schnitts eine Verticalebene. So auch bei der grossen Mehrzahl symmetrischer Blüthen. Und wo die Ebene jenes Schnittes für die Einzelblüthe nicht die Lothlinie in sich aufnimmt, wie bei Petunia, oder wo die Einzelblüthen asymmetrisch sind, wie bei Corydalis, Fumaria [1]), da bildet die Inflorescenz ein symmetrisches Ganzes, das durch eine Verticalebene in zwei ähnliche Hälften zerlegt werden kann, deren eine die andere abspiegelt. In einer Anzahl von Fällen kann durch den Versuch nachgewiesen werden, dass die, solche Gestaltungen beeinflussende Kraft die Schwerkraft ist. Sehr wahrscheinlich ist sie es in der grossen Mehrzahl derartiger Entwickelungsvorgänge.

Beziehungen der Form des Pflanzenkörpers zur Lothlinie zeigen sich an verschiedenen Gewächsen in sehr ungleichem Maasse. Manche Pflanzen (einzellige, kugelige Algen) und viele Pflanzentheile entwickeln ihre Formen in den verschiedensten Lagen gegen den Horizont in völlig gleichartiger Weise. Aber es giebt schwerlich irgend eine, nach bestimmten Richtungen vorzugsweise intensiv wachsende Pflanze, welche nicht wenigstens in einzelnen Theilen oder während einzelner Phasen der Entwickelung in ihrer Gestaltung durch eine vertical wirkende Kraft mächtig beeinflusst würde.

Das Tageslicht trifft die Pflanzen vorzugsweise von oben. Sein formenbestimmender Einfluss — er wird im nächsten § erörtert werden — wirkt vielfach in ähnlicher Weise, wie eine ausschliesslich in verticaler Richtung thätige Kraft, insbesondere auf gegen den Horizont stark geneigte Pflanzentheile. Vielfältig wird die Gestaltung pflanzlicher Sprossungen von jener Kraft und vom Lichte gleichzeitig beeinflusst; der Process wird durch die gleichzeitige Mitwirkung zweier verschiedener äusserer Agentien mit den eigenthümlichen Bildungstrieben des Organismus ein verwickelterer. Es ist nicht immer leicht, experimentell die eine oder die andere der fremden Kräfte von der Einwirkung auf die Entwickelung der Pflanze auszuschliessen. Viele Pflanzen wachsen absolut nicht weiter, wenn das Licht ihnen gänzlich entzogen wird (so z. B. Cupressineen, Neckera pinnata und N. complanata). Viele Pflanzentheile nehmen, wenn sie gewaltsam aus der bisherigen Lage zur Lothlinie gebracht werden, vermöge energischer geocentrischer Krümmungen in kürzester Frist das frühere Lagenverhältniss wieder an. Zwar lässt sich in einer Reihe von Fällen auf einfache Weise darthun, dass entweder die Schwerkraft oder das Licht bei der Beeinflussung der Gestaltung maassgebend ist; so die

---

1) Während der Bildung des Spornes ist die knospende Inflorescenz von Corydalis und Fumaria seitwärts geneigt, bei Cor. cava selbst überhängend. Die ursprünglich seitlich stehenden Spornen werden an allen Blüthen in der Richtung nach der Medianebene der Inflorescenzachse hin und nach aufwärts entwickelt; die Spornen stehen an den (von unten her gesehen) links von der Inflorescenzachse stehenden Blüthen rechts, und umgekehrt. Die spätere Drehung des Blüthenstiels führt den Sporn häufig über die Medianebene der Blüthe hinaus, so dass die Spornen zur Blüthezeit nach auswärts gerichtet sind: so bei Corydalis ochroleuca und nobilis.

Schwerkraft z. B. aus dem gleichartigen Verhalten zur Lothlinie bei in sehr verschiedener Richtung auftreffender Beleuchtung, wie es etwa die Keimpflanzen von Cupressineen zeigen, oder aus der Umkehrung der Richtung der Förderung des Wachsthums bei Umkehrung der Lage des sich entwickelnden Pflanzentheils gegen den Horizont während gleich bleibender Richtung der Beleuchtung, wie sie an den Blättern erst geneigt, dann senkrecht aufwärts wachsender Epheuzweige sich findet; — die Beleuchtungsrichtung dagegen bei deutlichem Hervortreten einer Beziehung der Förderung der Entwickelung zur Richtung der intensivsten Beleuchtung in jeder Stellung der Theile gegen den Horizont, wie sie u. A. bei Verbreiterung der Aeste und Blattstiele vieler neuholländischer Acacien vorkommt, die im Gewächshaus ihr Licht einseitig empfangen. Zur genaueren Prüfung mancher der hier einschlagenden Thatsachen bedarf es aber entweder einer Vorrichtung, vermöge deren die Pflanze bei einseitiger Beleuchtung der Einwirkung der Schwerkraft völlig entzogen, oder einer solchen, vermöge deren sie allseitig gleichmässig beleuchtet wird, während die Schwerkraft, etwa zum Theil durch eine andere Kraft ersetzt, auf sie fort und fort einwirkt. Ein Apparat, welcher bei horizontaler Stellung der Rotationsachse die, nur in Richtung der Achse, von der Seite her beleuchteten Versuchspflanzen in angemessener Geschwindigkeit im Kreise herum führt, würde der ersten dieser Anforderungen genügen. Die Herstellung einer Maschine, welche eine Last von einigen Pfunden in solcher Weise lange dauernd Tag und Nacht bewegt, hat aber grosse praktische Schwierigkeiten. Mit einem durch Gewichte getriebenen Laufwerke kommt man nicht zum Ziel; die Reibung ist zu gross, die Last wird nicht bewältigt. Wo nicht eine Wasserkraft zur Verfügung steht, ist der Versuch sehr schwer ausführbar. Dagegen lässt sich das Experiment leichter so einrichten, dass die Versuchspflanzen, ausschliesslich von der Seite her, in horizontaler Richtung beleuchtet, um eine verticale Rotationsachse kreisen. Dann erhalten die Versuchspflanzen gleichmässig Licht. Um der Beleuchtung die genügende Intensität zu geben, kann das Himmelslicht durch Spiegel aufgefangen und horizontal auf die Pflanzen geworfen werden. In solcher Weise habe ich eine Reihe von Experimenten ausgeführt, deren Ergebnisse im Folgenden ihres Orts mitgetheilt werden sollen. Die Zahl der Experimente liess sich bisher nicht weiter steigern, da jedes einzelne längere Zeit, mindestens 3 Wochen erfordert.

Schon in den Formen derjenigen Pflanzenkörper, deren Gestaltungsprocess in der einfachsten Weise erfolgt und am raschesten verläuft, treten Beeinflussungen durch die Schwerkraft deutlich hervor: bei den Formen- und Ortsveränderungen der Plasmodien von Myxomyceten. Und zwar sind diese Beziehungen doppelter, einander entgegengesetzter Natur. Die Körpermasse der Plasmodien folgt zu Zeiten passiv dem Zuge ihrer Schwere; zu Zeiten steigt sie, irgend einem festen Körper angeschmiegt, aufwärts; selbst an senkrechten oder überhängenden Flächen.

Die Plasmodien senken sich in ihrem Substrat periodisch abwärts, periodisch bewegen sie sich in demselben aufwärts und kriechen auf dessen Oberfläche hervor. Diese Ortsveränderungen finden auch bei völligem Ausschlusse des Tageslichts und bei gleichbleibender Temperatur statt. Ich habe Plasmodien von Stemonitis fusca, welche in Sägemehl lebten, das in einem völlig finstern Raume (grossen Blechkasten) gehalten wurde, binnen 48 Stunden zweimal in die Unterlage versinken und aus derselben wieder hervortreten sehen, während die Temperatur der Sägespänemasse nur zwischen + 19° und + 20°,5 C. schwankte. Plasmodien von Aethalium septicum zeigten mir unter ähnlichen Verhältnissen vier Tage lang Aenderungen des Niveau, innerhalb dessen sie in Gerberlohe besonders reichlich angehäuft waren. Bald sammelten sie sich dicht an und auf der Oberfläche, bald in der Tiefe einiger Zolle. In horizontaler Richtung änderten sie dabei kaum merklich den Ort; sie erhielten sich in einer grossen Masse von Lohe ungefähr auf derselben, handtellergrossen Stelle; nur zu verschiedenen Zeiten in verschiedenen Tiefen. Auf einer planen, geneigten Unterlage, einer Glas- oder Metallplatte z. B. kriechen die Plasmodien von Aethalium septicum in völliger Dunkelheit zeit-

weilig nach abwärts, zeitweilig (und zwar im Allgemeinen öfter) schlagen sie die entgegengesetzte Richtung ein. Die Zeitfristen, während deren die eine oder die andere Richtung eingehalten wird, sind sehr ungleiche. — In einem aus zwei Uhrgläsern von je 25 CM. Durchmesser gebildeten linsenförmigen Hohlkörper, der 150mal in der Minute um seine Achse sich drehte, und in welchem, auf feuchtem Papier, zahlreiche Plasmodien von Aethalium septicum sich befanden, sammelten sich die meisten im Centrum, dort zusammenfliessend. Einzelne Massen aber wanderten nach der Peripherie und gingen selbst durch die Fuge zwischen beiden Hohlgläsern hindurch — Die Plasmodien der Myxomyceten erhalten die Fähigkeit, dem Zuge ihrer Schwere entgegen den Ort zu verändern, beim Herannahen der Fruchtbildung in eminentem Grade. Dann treten sie unter allen Umständen auf und über die Oberfläche ihres Substrats, und oft kriechen sie Zoll- bis Fusshoch an festen Körpern empor. Stemonitis fusca, die schon während der vegetativen Periode ihre besonders zähflüssigen Plasmodien nicht selten in hohen, bis halbkugeligen oder paraboloïdischen, mit vielen Spitzen und Zipfeln besetzten, fortwährend die Gestalt ändernden Massen über die Unterlage erhebt, erklettert bei der Fruchtbildung in der Regel die höchsten in der Nähe befindlichen Punkte. Sie steigt z. B. an Topfpflanzen, welche in das von ihr bewohnte Sägemehl gestellt sind, bis auf die Spitzen der höchsten Blätter, die dann von der Last der sich ansammelnden, zu Früchten werdenden Masse nach abwärts gebogen werden. Ich sah Fruchtgruppen dieses Pilzes auf 10 CM. über dem Boden erhabenen, frisch grünen Blättern einer jungen Lobelia. Die zu Fruchtkörpern zusammen tretenden Plasmodien von Aethalium septicum steigen nicht selten aus Lohbeeten an den in diese eingesetzten Topfgewächsen empor. Ich sah eine faustgrosse noch weiche Masse davon auf einem Blatte einer Strelitzia Reginae 3 Fuss über der Oberfläche des Lohbeets. Sie war durch einen dünnen Strang mit einer etwa 1/2 Fuss tiefer auf dem Blattstiel sitzenden etwa haselnussgrossen Masse verbunden, welche allmälig in die grössere obere überfloss, worauf der Strang eingezogen wurde.

Nicht wenige Pflanzentheile lassen in frühester Jugend eine Förderung des Wachsthums in der Richtung des Nadir — abwärts — erkennen, welche dem zeitweiligen Einsinken der Myxomyceten-Plasmodien in ihr Substrat entspricht. In den meisten der hieher gehörigen Fälle tritt bei weiterer Entwickelung eine Förderung des Wachsthums in Richtung des Zeniths — aufwärts — an die Stelle jener. Diese Begünstigung der Massezunahme nach Oben stellt sich meistens ein noch während der früheren, von lebhafter Zellvermehrung begleiteten, Entwickelungszeit der Gebilde, geraume Zeit bevor die betreffenden Pflanzentheile, aus dem Knospenzustand heraustretend, die Fähigkeit zur geocentrischen Aufwärtskrümmung erlangen. Häufiger noch, als die Aufeinanderfolge der Wachsthumsförderungen abwärts und aufwärts, kommt die Förderung allein in der Richtung nach Oben zur Erscheinung. Sie ist von allen Beeinflussungen der Gestaltung der Pflanzen durch in Richtung der Lothlinie thätige Kräfte weitaus die verbreitetste.

Eine Beeinflussung der Gestaltung, nicht nur der Richtung wachsender Pflanzentheile nach abwärts hin, ist vor Allem die durch die Schwerkraft bewirkte Lenkung der Spitzen gegen den Horizont geneigter Wurzeln nach Unten. Der Vegetationspunkt der Wurzel selbst, nicht nur die jüngsten, noch spannungslosen Dauergewebe werden dabei afficirt, bei solchen Wurzeln, deren Wurzelhaube einen Theil des in Zellvermehrung begriffenen Gewebes des Wurzelendes blos lässt. Trifft eine solche Wurzel auf ein Hinderniss des Wachsthums, so breitet sich ihr Ende aus, als wäre es durch Aufstampfen auf den hemmenden Körper breit gequetscht. Wird die Schwerkraft bei einem Rotationsversuche durch die Centrifugalkraft ersetzt, und wird die Intensität der Einwirkung dieser durch Steigerung der Drehungsgeschwindigkeit auf ein hohes Maass gebracht, so wird

das wachsende Wurzelende relativ dünner, und wächst zweifelsohne in gleichem Zeitabschnitte stärker in die Länge, als unter gewöhnlichen Verhältnissen (S. 282 ff.).

Die Aufeinanderfolge der Wachsthumsförderungen abwärts und aufwärts tritt in anschaulicher Weise während der Entwickelung der Blätter der meisten Begonien hervor[1]).

Die Zweigspitzen dieser Pflanzen sind, soweit ihre Blätter noch im Knospenzustande sich befinden, stets von der Verticalen abgelenkt. Auch bei den senkrecht stehenden Sprossen aufrecht wachsender Arten, wie B. incarnata, fagifolia, Drègei sind jene Spitzen übergeneigt. Die Stellung der Blätter seitlicher Achsen ist zwar zu derjenigen der relativen Hauptachsen transversal zweizeilig. Aber auch diese Seitenachsen neigen sich schon sehr frühe, vor und während der Entwickelung der beiden ersten, rechts und links vom Stützblatt stehenden Blätter stark gegen den Horizont, und drehen sich gleichzeitig um etwa eine Achtelswendung, so dass die Spitzen der gerollten Stipulae von dem Zweige einer um beiläufig unter 45° geneigten Hauptachse weit spreizend nach aufwärts abstehen, und somit die Blätter auch der Seitenachse den Seitenkanten derselben, rechts und links von einer durch die Längslinie des Zweiges gelegten Verticalebene, inserirt sind. Die Drehung der Seitenknospen wird bei vielen Arten (z. B. bei B. Drègei, incarnata) durch eine kleine (etwa $^1/_{16}$ des Umfangs betragende) Aufwärtsdrehung jedes der von Blatt zu Blatt knickbogigen Internodien des Stängels begünstigt; Drehungen die von Internodium zu Internodium wechselwendig sind. Jedes Blatt entwickelt zeitig zwei Stipulae, welche rasch sich verbreiternd die Anlagen von Blattstiel und Spreite, sowie das Achsenende umhüllen. Zuerst wächst die nach Unten gewendete dieser Stipulen rascher als die andere (Fig. 171). Dann aber wird die nach Oben gekehrte Stipula

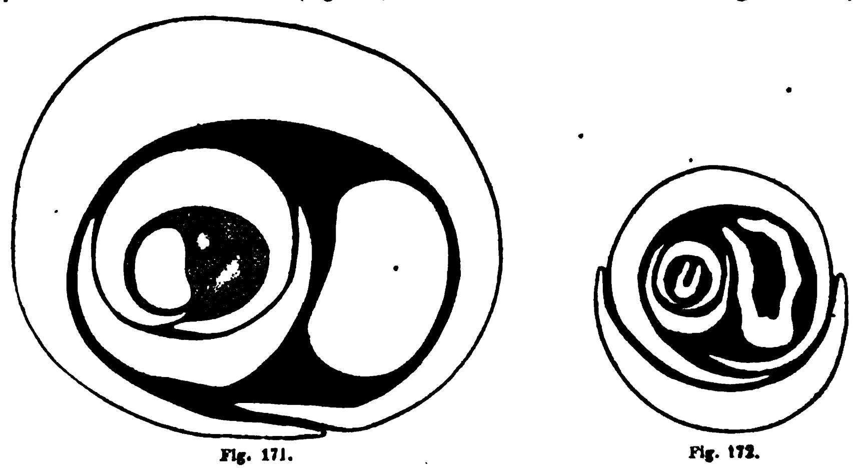


Fig. 171. Fig. 172.

Fig. 171. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Begonia fagifolia, dicht über dem Vegetationspunkte der Achse genommen. Die kreisrunde Protuberanz in der Mitte der linken Längshälfte der Figur ist das Achsenende. Rechts darunter sieht man die Anlage des jüngsten Blattes; Stipula und Blattstiel hängen hier zusammen. Die Anlage der nach unten gewendeten Stipula ist grösser als die der anderen. Zur Linken der durchschnittene Stiel des zweiten Blatts; darüber die obere, darunter die untere Stipula desselben. Rechts Stiel des dritten Blatts, umhüllt von der oberen seiner Stipulen.

Fig. 172. Ein etwas höher genommener Querschnitt der nämlichen Knospe, schwächer vergrössert. Er zeigt die gefalteten Spreiten des zweiten und dritten Blattes.

1) Nicht sämmtlicher: einige Arten, wie Begonia hydrocotylaefolia und B. heracleifolia, bilden ihre Blätter in beiden zu den Seiten der Mediane liegenden Längshälften sehr gleichmässig aus.

im Wachsthume vor der unteren sehr gefördert. Die rasche Verbreiterung ihres aufwärts gerichteten freien Randes führt dazu, dass dieser bereits die Rückenfläche des nächsthöheren Blattes erreicht und über deren Mittellinie hinausgreift, bevor der freie Rand der unteren Stipula an dieser Stelle anlangt. So wird die obere Stipula von der unteren gedeckt, auch bei den Arten, deren Stipulae nur wenig sich verbreitern, z. B. Begonia incarnata, und es sind die Stipulae (beide zusammengenommen) der (auf dem von oben gesehenen Querdurchschnitt der Knospe) rechtsstehenden Blätter linkswendig, die der linksstehenden rechtswendig gerollt. Bei Begonia fagifolia verbreitern die Stipulae auch die gegen den Stiel des zugehörigen Blattes gewendeten Ränder, welche hinter diesem Blattstiele vorbei greifen. Die obere Stipula umrollt demgemäss für sich allein das zugehörige Blatt und alle höheren Theile des Stängels. Der untere Rand der oberen Stipula ist bereits über die Mitte des Blattstielrückens hinaus gewachsen, wenn der obere Rand diesen Ort erreicht. Jener wird von diesem bedeckt, und es ist somit die Rollung der oberen Stipula für sich allein der Rollung der beiden Stipulen zusammen gegensinnig, an den links stehenden Blättern linkswendig, und umgekehrt. Die untere Stipula erreicht kaum die Hälfte der Breite der oberen, und legt sich dieser von unten her flach an (Fig. 171). — Die Blattspreiten der Begonien entwickeln sich in der ersten Anlage aufwärts und einwärts einfach zusammen gefaltet; der Art, dass die Einfaltungsebene mit der durch die Stängelachse gelegten Verticalebene einen spitzen, nach unten geöffneten Winkel bildet. Auf den frühesten Jugendzuständen wächst die untere Längshälfte, welche nach der Entfaltung des Zweiges als die vordere, der Zweigspitze zugekehrte sich darstellt, rascher in die Breite als die obere (künftig hintere). Diese zeitige Begünstigung des Wachsthums der unteren Blatthälfte wird bald von der oberen Hälfte weit überholt. Die obere, hintere Hälfte der Lamina wird die grössere, breitere (Fig. 172)[1]). So auf den ersten Blick anschaulich bei Begonia fagifolia, zebrina, Drègei. Bei vielen Arten scheint die vordere Längshälfte der Blattspreite die umfangreichere: so z. B. bei B. argyrostigma, manicata, picta, rubrovenia, xanthina. Dies liegt daran, dass die Blattspreite während der Entfaltung des Blattes überkippt, ihre Oberseite gegen die Spitze des geneigten Stängels hinwendend. B. incarnata zeigt jedesmal an den Zweigenden Blätter, die im Uebergange aus der Knospenlage in die übergekippte Stellung sich befinden.

Mehrere Laubbäume zeigen in der Entwickelung der Stipulae der Blätter von der Lothlinie hinweg geneigter Zweige, ähnlich wie die Begonien, in früher Jugend eine Förderung des Wachsthums der nach unten gewendeten, später eine solche der nach oben gekehrten Stipula.

Am augenfälligsten ist dieses Verhältniss bei Alnus (glauca) und bei Ulmus (effusa). Die untere Stipula (*st.* 1 der Fig. 173) wächst am sehr jungen Blatte zur vierfachen Breite der oberen (*s.* 1) heran, und entwickelt dabei nach unten hin einen weit vorspringenden Kiel. Die obere Stipula älterer Blätter beschleunigt ihr Wachsthum, so dass endlich die Breite der oberen Stipula zu der der unteren sich verhält etwa = 1 : 2 (*s.* 5 und *st.* 5 der Fig. 173). Immer aber bleibt diese viel breiter als jene. — Bei Planera Richardi ist die untere Stipula der beiden innersten jüngsten Blätter der quer durchschnittenen Knospe etwas grösser, als die obere. Schon am drittjüngsten Blatte aber kehrt dies Verhältniss sich um, und bei allen folgenden Blättern bleibt die nach oben (am entfalteten Zweige nach hinten) gewendete Stipula die breitere (Fig. 174). Celtis australis zeigt ähnliche Verhältnisse, doch minder auffällig (vergl. Fig. 180, S. 595).

Bei vielen Pflanzen, deren Blattstiele Stipulen-Paare tragen, ist dagegen von vorn herein die Entwickelung der nach oben gekehrten Stipula überwie-

1) Zur bequemen Veranschaulichung dieser Lagenverhältnisse der Blattspreitenhälften halte man einen Zweig einer beliebigen zweizeilig beblätterten Pflanze, z. B. der Weinrebe, des Epheu so vor sich, dass die Oberseite der Blätter vom Beschauer hinweg gekehrt ist, blicke von oben auf den Zweig, und falte die Vorderfläche eines seiner Blätter zusammen.

gend begünstigt: so bei Platanus occidentalis, Acacia longifolia Willd., Castanea vesca (Fig. 163, 169, S. 539, 540).

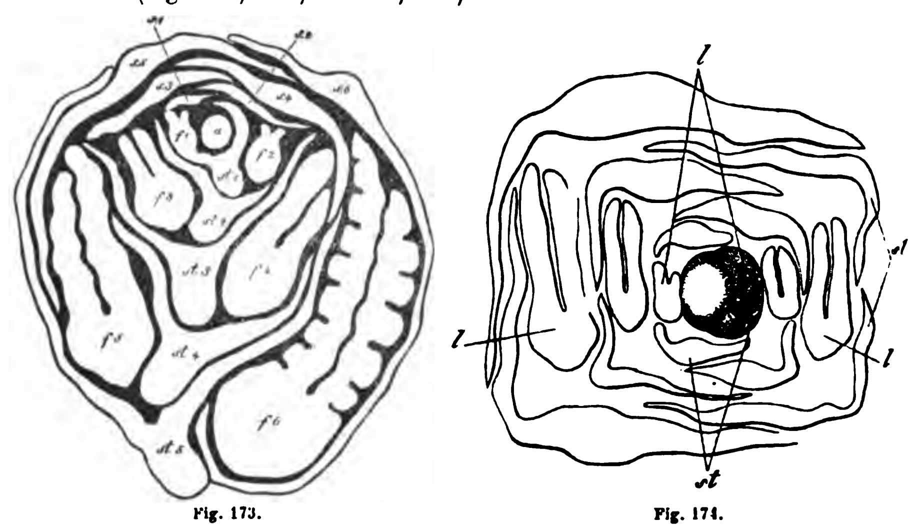


Fig. 173. Fig. 174.

Die früher oder später eintretende Förderung des Breitenwachsthums des nach oben gewendeten Randes der Insertion von Blättern, welche seitlich an gegen den Horizont geneigten Achsen stehen, ist eine überaus verbreitete Erscheinung. Sie hat zur Folge, dass die Blätter nicht genau aufrechter Zweige der meisten Bäume der Achse schief angeheftet sind: der Art, dass die Blattinsertionen nach vorn und abwärts geneigte Streifen darstellen [1]). Der nach oben gewendete Rand der Blattbasis — beziehendlich derjenige der oberen Stipula — wächst zur Zeit der eben beginnenden Verlängerung der Internodien rascher um einen bestimmten Bruchtheil des Stammumfanges in die Breite, als der nach unten gewendete Rand. Jener erreicht eine von der Mitte des Blattgrundes z. B. um $^1/_4$ der Zweigperipherie nach oben entfernte Längskante des Stängels etwas früher, als dieser eine ebensoweit nach unten hin entlegene. In dieser Zeitdifferenz hat bereits eine kleine Verlängerung des Stängels stattgefunden. Der nach unten gewendete Rand kommt somit der Zweigspitze etwas näher zu stehen, als der nach oben gekehrte.

Fig. 173. Querdurchschnitt der inneren Region einer seitlichen Knospe der Ulmus effusa *a* Achsenende; *f*, *f1*, *f2* ... *f6* die Spreiten des 1ten bis 6ten Blattes; *s1*, *s2* ... *s6* die oberen Stipulae, *st1*, *st3* ... *st5* die unteren Stipulae der gleichzifferigen Blätter. Die untere Stipula des 6ten Blattes ist aus der Zeichnung weggelassen, um dieselbe nicht allzusehr zu vergrossern; ebenso die weiter nach aussen (unten) stehenden Blätter.

Fig. 174. Querdurchschnitt der Mittelregion einer Seitenknospe der Planera Richardi Das jüngste Blatt, rechts neben dem die Mitte der Figur einnehmenden Achsenende, hangt mit seinen beiden Stipulen zusammen. Bei allen älteren Blättern geht der Schnitt über der Basis (Verbindungsstelle) von Blattstiel und Stipulen hindurch. Man sieht die nach oben zusammengefaltete Lamina des Blatts, über derselben die obere, unter ihr die untere Stipula; beide Stipulen sind in rechten Winkeln gefaltet.

1) Das Thatsächliche der Erscheinung wird bereits vom Begründer der Phyllotaxis hervorgehoben: Schimper üb. Symphyt. Zeyheri, p. 96. — Siehe auch Wigand, Baum (Braunschweig 1854), p. 44; Möhl; morphol. Unters. üb. die Eiche (Cassel 1862), p. 12.

Beispiele: Corylus, Celtis, Prunus, Pyrus, Quercus, Castanea, Fagus. Letzterer Baum zeigt die Erscheinung am Deutlichsten, insofern die Narben der Stipulen, an einjährigen Zweigen noch kenntlich, einen vollen Umgang einer den Zweig ansteigenden Schraubenlinie bilden, welche Linie an (von unten auf den Zweig gesehen) links stehenden Blättern linksumläufig, an rechts stehenden rechtsumläufig ist. Verticale Sprossen der nämlichen Pflanzen (bei Fagus nur als halbjährige Keimpflanzen zu finden) zeigen keine schiefe Anheftung der Blätter. Wohl aber sind auch an schräg abwärts gerichteten Zweigen von Castanea, Fagus und Quercus die Insertionsstreifen der Blätter nach vorn und abwärts geneigt: ein Zeichen, dass diese Richtung eben nur in der Lage der Zweigknospen zur Lothlinie begründet ist. — Ganz ähnlich schief angeheftet sind die zwei oberen, oder die zwei einzigen Blattreihen vieler auf dem Boden kriechenden Jungermannieen, z. B. Alicularia scalaris, Jungermannia crenulata und Verwandte, J. bicuspidata.

Die Laubspreiten seitlich stehender Blätter gegen den Horizont geneigter Zweige sehr vieler Pflanzen verhalten sich denen der Begonien darin ähnlich, dass bei einer Knospenlage der zusammengefalteten bis flachen Lamina, die mit einer durch die Längsachse des Zweiges gelegten Verticalebene einen nach unten geöffneten spitzen Winkel bildet, die in der Knospe obere Hälfte des Blatts (nach der Entfaltung die hintere) die grössere ist. So z. B. bei den zweizeiligen Blättern von Fagus sylvatica, Castanea vesca, Vaccinium Myrtillus, Hedera Helix, Cucumis, Cucurbita, Aristolochia Sipho und pubescens, Betula lenta, Cercis Siliquastrum. Der Unterschied des Umfangs beider Längshälften des Blatts ist ziemlich beträchtlich bei dem ersten der vorhergenannten Beispiele; minder gross und nicht völlig constant (insofern auch gleichgrosse Blatthälften vorkommen) bei den letzteren, bei welchen indess niemals das umgekehrte Verhältniss sich findet.

Die nämlichen Differenzen des Umfangs der Spreitenhälften walten ob bei den in zweigliedriger Decussation stehenden Blättern von Cornus alba, Lonicera tatarica, Syringa vulgaris; und bei den seitlich inserirten (nicht bei denjenigen, deren Insertion in eine durch den Zweig gelegte Verticalebene fällt) der nach der Divergenz $^2/_5$ einander folgenden Blätter von Quercus Robur (sessiliflora). In allen diesen Fällen zeigt jeder Querdurchschnitt einer Blattknospe das Vorauseilen des Breitenwachsthums der oberen Blatthälfte sehr deutlich; besonders anschaulich Castanea vesca (Fig. 163, S. 539), Quercus, Syringa, bei welcher letzteren, wie bei den Pflanzen mit kreuzweis gestellten Blattpaaren im Allgemeinen, die decussirten Blätter aller seitlichen Knospen der Art gestellt werden, dass die Medianebenen keiner der Blattreihen senkrecht sind. — Hedera Helix zeigt in überzeugender Weise, dass die Förderung des Breitenwachsthums der in der Knospenlage dem Zenith zugekehrten Blatthälfte einzig und allein, unabhängig von Beleuchtung und sonstigen bekannten äusseren Einwirkungen wie von unbekannten, der Pflanze eigenthümlichen Bildungstrieben, die ungleiche Ausbildung der beiden Längshälften der Lamina bedingt. Nur an den gegen den Horizont geneigten, am Boden kriechenden, oder schräg aufwärts strebenden, oder schräg abwärts hängenden Sprossen ist die hintere (unter solchen Richtungsverhältnissen des Zweiges in der Knospenlage obere) Blatthälfte die grössere. Das Verhältniss kehrt sich sofort um, wenn zweizeilig beblätterte Epheusprossen eine genau verticale Richtung annehmen, z. B. wenn sie an einer Mauer senkrecht emporwachsen. Derselbe Spross, dessen Blätter ihre hinteren Hälften grösser ausbilde-

ten, bevor er — kriechend oder schräg kletternd — die Mauer erreichte, bringt Blätter mit grösseren vorderen Hälften von dem Augenblicke an hervor, in welchem er, in Folge seines negativen Heliotropismus dicht an die Mauer angepresst und an ihr wurzelnd, lothrecht empor steigt. Die Endknospe der verticalen Sprossen — gleich den äussersten Zweigenden des Epheu überhaupt schwach positiv heliotropisch — ist von der Mauer hinweg gegen den Lichtquell geneigt. Sie hat somit, im Vergleich mit den aufwärts gebogenen Endstücken der horizontalen oder geneigten Sprossen, eine übergekippte Stellung. Dadurch wird die künftig vordere Längshälfte der (in der Knospe längs gefalteten) Blattspreiten nach oben gewendet, und von dieser Lagenänderung an erweiset sie sich in der Ausbildung vor der hinteren gefördert. Sie bleibt es auch dann, wenn der wachsende Spross von oben her tief beschattet wird.

Auf rascherer und stärkerer Verbreiterung des gegen den Zenith gewendeten Randes des jungen Blattes, oberhalb seiner Einfügungsstelle, beruht auch die ungleiche Ausbildung der Längshälften, die von Blatt zu Blatt wechselwendige Rollung der Scheiden und Spreiten der Grasblätter (die bei einfach gefalteten, z. B. denen des Gynerium argenteum, als ein Uebergreifen der oberen Blatthälfte über die untere sich ausdrückt). Alle Sprossen der Gräser sind von der Lothlinie abgelenkt. Die embryonale Achse ist es vermöge der stark gegen den Horizont geneigten Lage des Embryo im reifenden Samen. Eine genaue verticale Aufrichtung dieser Achse findet nicht statt, so lange noch vegetative Blätter angelegt werden, selbst nicht bei hochstängeligen Gräsern, wie z. B. Arundo Donax, Zea Mays, Saccharum officinarum. Die Achsen zweiter und folgender Ordnung sind während der Anlegung und Entwickelung nothwendig gegen den Horizont geneigt. Die Blätter entwickeln sich nach dem Hervortreten über die Fläche des Achsenendes zunächst beiderseits sehr gleichmässig in die Breite, bis die Blattbasis etwa $^3/_4$ des Stängelumfangs umfasst. Dann erst wird die Verbreiterung des einen Blattrands rascher, als die des anderen, und damit wird die Rollung eingeleitet. Der schneller in die Breite wachsende Rand schmiegt sich dem Achsenende oberhalb der Blattinsertion an, und wird von dem langsamer sich verbreiternden weiterhin gedeckt. Wenn die Medianebenen der zweizeiligen Blätter genau die Lothlinie in sich aufnehmen, ist die Rollung einander folgender Blätter nicht regelmässig wechselwendig. Kräfte, welche keine bestimmt vorauszusehende Richtung einhalten — Zufälligkeiten nach gewöhnlichem Sprachgebrauch — bestimmen dann, welcher Blattrand über den anderen greift, und nicht selten sind zwei auf einander folgende Blätter in gleicher Wendung gerollt. Für die reifenden Embryonen mancher Gräser mit hängenden Aehrchen, wie Avena sativa, ist die verticale Stellung der Medianebene des Kotyledon und der auf ihn folgenden Blätter Regel. Auch bei Formen mit aufrechten Früchten, z. B. bei Zea Mays, tritt sie öfters ein. Bei diesen ist es gar nicht selten, dass zwei gleichwendig (in allen beobachteten Fällen rechtswendig) gerollte Blätter einander folgen (Fig. 175, 177). Blätter aber, deren Medianebenen nicht senkrecht stehen, verbreitern nach nahezu vollständiger Umfassung des Stängels den nach oben gewendeten Seitenrand rascher und stärker als den anderen. Jener umwächst das Stängelende, diesem dicht angedrückt, und erreicht vor dem nach unten gekehrten Blattrande die der Mittellinie des Blatts gegenüberliegende Seitenkante des Stängels. Der abwärts gerichtete Rand wächst, bei weiterer Verbreiterung, über den

aufwärts gekehrten hinweg. So kommt es, dass der deckende Rand des Blatts stets von oben her über den gedeckten greift (Fig. 176), und dass die Blätter

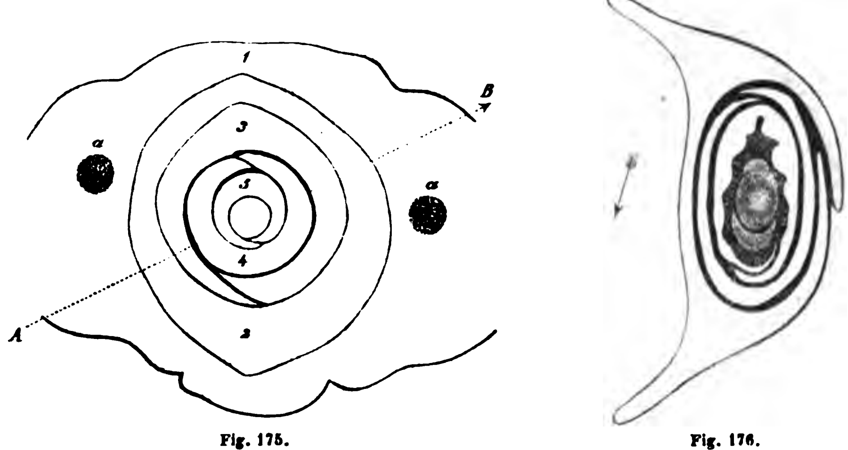


Fig. 175. Fig. 176.

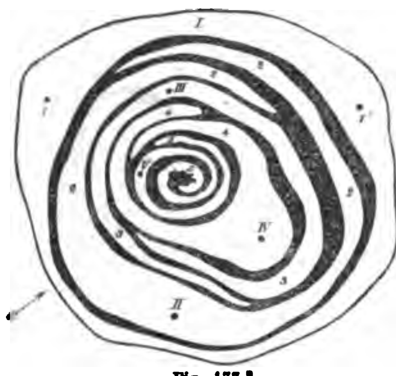
aller Grasachsen, die nicht ihre Flächen genau gegen den Zenith und Nadir kehren [1]), streng wechselwendig gerollt sind; und zwar die am von der Spitze her betrachteten Querschnitt des Stängels rechts stehenden rechtswendig, die links stehenden linkswendig. — Die Beschleunigung der Verbreiterung des nach oben gekehrten Seitenrands ist lediglich eine Folge der Einwirkung der Schwerkraft. Nicht allein findet sie bei vollständigem Ausschluss des Lichts ebenso gut statt wie bei Lichteinfluss: die Blätter der schuhtief unter der Erdoberfläche kriechenden wagrechten Sprossen von Triticum repens sind ebenso gut wechselwendig gerollt, als die oberirdischer Achsen; sondern die Rollung der Blätter wird, wenn die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft ersetzt wird, der Richtung dieser Kraft gemäss bestimmt und modificirt. Lässt man Samen von Gräsern in rascher Drehung um eine — vertical oder horizontal stehende — Achse in solcher Aufstellung keimen, dass der Rotationsradius der Fläche des Scutellum parallel oder nahezu parallel ist, so rollen sich die während des Experiments neu gebildeten Blätter mit ihrem dem Rotationscentrum zugekehrten Seitenrande nach

Fig. 175. Querdurchschnitt der Blattknospe eines (rotirend gekeimten) Embryo von Avena sativa. 1 ist der Kotyledon (dessen in der Zeichnung obere Seite dem Scutellum anliegt); *a a* sind seine quer durchschnittenen Gefässbündel; 2—4 sind die 3 auf ihn folgenden, vor der Samenreife gebildeten Blätter. Die Rollung der beiden Blätter 3 und 4 ist rechtswendig. Das Blatt 5 ist erst während der Keimung gebildet. Die Linie *AB* ist der Radius der Rotationsachse, um welche der Keimling sich drehte; *A* ist Innen. Das Blatt 5 ist mit dem gegen *A* gewendeten Rande einwärts (rechtswendig) gerollt, so dass 3 rechtsgerollte Blätter auf einander folgen.

Fig. 176. Querdurchschnitt einer Seitenknospe der Eragrostis poaeformis Lk, welche auf der Seitenkante eines niederliegenden Stängels sich bildete. *f1* das der Mutterachse *a* zugekehrte zweikielige Vorblatt; *f2* und *f3* die beiden ersten Laubblätter. In der Mitte der Figur das zur Inflorescenz sich ausbildende Ende der Seitenachse; rechts an ihr das erste (später verkümmernde) Hochblatt des Blüthenstandes. Der Pfeil giebt die Richtung der Lothlinie an; die Spitze zeigt abwärts.

1) Keine vegetative Achse von Gräsern hält irgend andauernd diese Stellung ein, wie im Folgenden gezeigt werden wird.

Innen, ganz als ob die Richtung nach der Rotationsachse (der Wirkung der Centrifugalkraft entgegen) die Richtung aufwärts (der Wirkung der Schwerkraft entgegen) wäre (Fig. 175, 177). Stellt man die keimenden Samen so auf, dass der Rotationsradius senkrecht auf der Fläche des Scutellum steht, und das Scutellum seine untere, dem Kotyledon anliegende Fläche nach dem Rotationscentrum hin kehrt, so sind die vor Beginn der Keimung gerollten Blätter (von gelegentlichen Ausnahmen abgesehen) mit ihren inneren Rändern nach dem Scutellum hin gewendet; — es ist dies die Richtung, welche während der Reifung der Früchte nach oben ging. Die während des Versuches zur Einrollung gelangten Blätter richten dagegen ihre inneren Ränder gegen das Rotationscentrum hin, dem Zuge der Centrifugalkraft entgegen.


Fig. 177.

Der Rollung der Grasblätter entspricht vollständig diejenige der Stipulae von Trifolium und von anderen zweizeilig beblätterten Papilionaceen.

Diejenigen Pflanzen mit zweigliedrig decussirter Stellung der Blätter, die in jedem dritten Wirtel dieselbe Entstehungsfolge der zwei Glieder desselben einhalten, wie im ersten Wirtel (Fraxinus, Syringa u. s. w.), verdanken dieses Stellungsverhältniss der Förderung des Breitenwachsthums der nach oben gewendeten Ränder der Blattbasen. Das erste Blatt eines jeden Wirtels gegen den Horizont geneigter Sprossen [1]) verbreitert den nach oben gewendeten Rand seines Grundes stärker, als den nach unten gekehrten, bevor noch das zweite Blatt desselben Wirtels auftritt. Dieses zweite Blatt erhebt sich über die Aussenfläche des Achsenendes genau in der Mitte des Bogens zwischen den beiden Seitenrändern des Grundes des ersten Blatts; seine Mediane ist dadurch von vorn herein am Spross etwas nach der Unterseite hin gerückt. Das zweite Blatt verbreitert gleichfalls den oberen Seitenrand seiner Basis stärker, als den unteren. So wird der Raum zwischen den nach oben gewendeten Seitenrändern der zwei Blätter des Wirtels

Fig. 177. Durchschnitt der Blattknospe einer Keimpflanze von Zea Mays, welche um eine verticale Achse bei 15 CM. Radius mit 3 Umdrehungen in der Secunde rotirend, 24 Tage vom Beginn der Keimung vegetirt hatte. Der Pfeil giebt die Richtung des Rotationsradius an, mit der Spitze nach Aussen. Die Blätter sind in der Mediangegend mit römischen, ausserdem der bequemen Uebersicht halber mit arabischen Ziffern bezeichnet. *I* ist der Kotyledon, bei 1 und 1' sind die beiden Gefässbündel desselben quer durchschnitten. Nach oben lag das Scutellum ihm an. Die Blätter *II* und *III* waren schon vor der Keimung gerollt, beide rechtswendig. Die Rollung von *IV* linkswendig (der einwärts gerollte Rand nach dem Rotationscentrum hin) und die Anlegung des rechtswendig gerollten Blatts *V* sind erst während des Versuchs erfolgt. Die Medianebenen der Blätter *IV* und *V* sind nahezu senkrecht zum Rotationsradius gestellt; Folge einer Torsion des Internodium zwischen den Blättern *III* und *IV*, wovon weiterhin die Rede sein wird.

1) Keine der 4 Längsreihen von Blättern solcher Sprossen ist der genau nach oben oder genau nach unten gerichteten Längskante des Zweiges inserirt; vergleiche weiter unten.

erheblich kleiner, als die Distanz zwischen den Blattbasen gegenüber. Ueber letzterem Raume, an der von den Rändern älterer Blätter fernsten Stelle der Stängelspitze tritt nun das erste Blatt des nächsten Wirtels auf. So steht denn, da die Medianebenen aller vier Blattreihen des Sprosses gegen den Horizont geneigt sind, das erste Blatt jedes Wirtels unten, wie dies auch an völlig entwickelten Zweigen, deren Wirtel nicht genau gleichhohe Einfügung beider Blätter zeigen z. B. von Rhamnus catharticus, deutlich zu sehen ist. Alle vier Blattreihen erscheinen auf dem von der Spitze des Asts her betrachteten Querschnitt der Knospe sanft gehoben: Linien welche durch die Medianpunkte der querdurchschnittenen Blätter gelegt werden, haben eine gegen den Zenith aufsteigende Richtung. Analog geht es bei dreigliedrig decussirter Stellung der Blätter solcher Pflanzen her (S. 501).

Bei der zweiten Reihe von Pflanzen mit decussirt zweigliedriger Blattstellung (S. 474): Asclepias, Lonicera, Dianthus, Acer z. B. verbreitert jedes Blatt die in Bezug auf seine Stellung zur Achse nämliche Seite seiner Basis stärker als die andere, z. B. von oben gesehen die linke. Somit ist diese Förderung der Entwickelung auch an geneigten Zweigen ohne allen Bezug auf die Lothlinie. Das ganze Verhältniss kann überhaupt nicht bedingt sein durch eine in irgendwelcher geradlinigen Richtung von Aussen auf den Stängel wirkende Kraft. Jedes erste Blatt eines neuen Wirtels ist in seiner Stellung nur dadurch beeinflusst, dass der stärker verbreiterte Rand der Basis des zweiten Blatts des vorausgehenden Wirtels dem minder verbreiterten Rande des ersten Blattes desselben Wirtels näher gerückt ist, als die Entfernung zwischen den beiden anderen Rändern derselben Blätter beträgt. Ueber jener weiteren Lücke entsteht das erste Blatt des nächstfolgenden Wirtels. Dabei ist das zweite Blatt jedes Wirtels von der Opposition zum ersten etwas nach der minder verbreiterten Seite der Basis dieses ersten Blattes hin abgelenkt. Demgemäss ist jede der 4 Längsreihen von Blättern gegen die Stängelachse schwach tangentalschief geneigt; alle vier bilden rechtswendige oder linkswendige steile Schraubenlinien [1]). Wenn die Blätter eines Wirtels in der Knospenlage sich decken, so greift der geförderte Rand jedes Blattes über den nicht geförderten des anderen Blattes über.

An gegen den Horizont geneigten Zweigen ist die Richtung in der Knospenlage der Länge nach zusammengefalteter Blätter, bei aller Mannichfaltigkeit im Einzelnen, im Allgemeinen der Art, dass die Mittelrippen nach unten, die Seitenränder aufwärts gerichtet sind; die aneinander gelegten Flächen des Blatts sind dessen künftige Oberseite. Dies gilt für Blätter, welche verschiedenartigste Stellungsverhältnisse einhalten: für die zweizeiligen von Ulmus, Planera, Alnus, Castanea, Begonia ebenso gut als für die dreizeiligen von Alnus, die fünfzeiligen von Quercus. An dem Querschnitte einer Blattknospe solcher Pflanzen kann aus der Richtung der gefalteten Blattspreiten die Stellung der Knospe zur Ebene des Horizonts mit Sicherheit erkannt werden. Die Lamina entwickelt sich in allen derartigen, überaus zahlreichen Fällen aus der ursprünglich schmalen, zur Mittelrippe werdenden oberen Endigung der Blattanlage nach oben hin. — Die wenigen Pflanzen, welche an Blättern von der Verticale abgelenkter Zweige eine nach dem Blattrücken hin sich krümmende Lamina, also in der Richtung nach unten entwickeln, sind zu dieser ungewöhnlichen Entwickelungsrichtung durch die Lage

---

1) Bei den an der Oberfläche des Wassers sich entwickelnden, ihre Stängelglieder nur wenig streckenden Sprossenden von Callitriche sind diese Schraubenlinien sehr wenig steil, die Blattpaare sehr stark gegen einander gleichsinnig verschoben, so dass aus der decussirten Blattstellung eine Art von Blattrosette wird.

der Knospentheile genöthigt. Platanus occidentalis entwickelt seine Blattspreiten zu Anfang flach, in einer Ebene, welche zu einer durch die Längsachse der Knospe gelegten Verticalebene einen nach oben offenen spitzen Winkel bildet. Dabei findet eine sehr deutliche Förderung des Breitenwachsthums der aufwärts gerichteten Hälfte der Lamina statt. Jedes Blatt ist aber zwischen die, vor den Blattvorderflächen stehenden Stipulenpaare der beiden nächst älteren Blätter eng eingeschlossen. Die sich verbreiternden Ränder der Lamina stossen bald oben und unten an; gehindert in diesen Richtungen und nach vorn weiter zu wachsen, müssen sie nach hinten sich umkrümmen (Fig. 178).

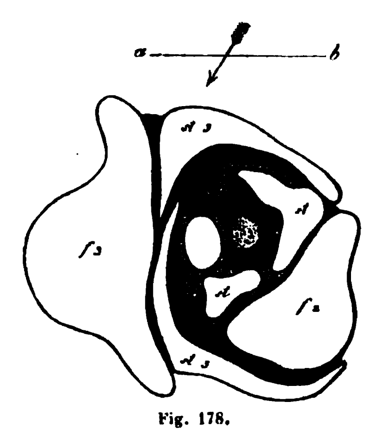


Fig. 178.

Die Seitenblättchen sehr vieler zusammengesetzter, gefiederter und gefingerter Blätter zeigen deutlich ein Ueberwiegen des Umfanges der hinteren Spreitenhälfte über den der vorderen. Ist an solchen Blättern ein Endblättchen vorhanden, so sind dessen beide Längshälften gleichmässig ausgebildet. Beispiele: Pavia macrostachya, Aesculus Hippocastanum, Ptelea trifoliata, Staphylea trifoliata, Rosa pomifera und gallica, Sorbus Aucuparia, Rubus Idaeus und fruticosus, Pterocarya caucasica, Robinia viscosa, Cytisus Laburnum, Gleditschia horrida, Sophora japonica, Vitex agnus castus. Die Lagenverhältnisse der meisten solcher Blätter zur Ebene des Horizonts sind von der mannichfachsten Art, so lange dieselben in den Knospen eingeschlossen sind. Die Faltung und Richtung der Blättchen in der Knospe ist bei den verschiedenen Formen sehr verschiedenartig. Je nachdem die betreffenden Knospen als laterale an seitlichen, oder an oberen, oder an unteren Kanten der Zweige stehen, wird das Verhältniss der Blättchenhälften zur Lothlinie modificirt oder umgekehrt. So scheint es, als ob auf diese ungleiche Ausbildung der Blättchenhälften eine in Richtung der Verticale wirkende Kraft keinen Einfluss haben könnte. Eine genauere Untersuchung zeigt aber, dass in allen beobachteten Fällen in der geschlossenen Knospe ein Unterschied der Grösse der Blättchenhälften nicht besteht; sie zeigen keine merklichen, oder doch keine irgend constanten Differenzen der Breite dieser Hälften (constatirt bei Vitex, Staphylea, Rosa, Robinia, Pterocarya — bei letzterer, die keine geschlossenen Knospen hat, während der Winterruhe der nackten Blätter). Die Entfaltung der meisten zusammengesetzten Blätter, ihre Befreiung von den Knospenhüllen, erfolgt relativ frühe, lange vor Beendigung der Zellvermehrung. So ist es auch bei allen den Vorgenannten. Die Differenz des Wachsthums der Blättchenhälften tritt erst während der Entfaltung der Knospen ein. Während dieser sind aber die späterhin hinteren Blättchenhälften stets die oberen, mit ihren Rändern gegen den Zenith gekehrten.

Fig. 178. Mittelregion einer dicht über dem Achsenende quer durchschnittenen Blattknospe der Platanus occidentalis. Links am Achsenende das jüngste Blatt, ein ovaler Höcker noch ohne Stipulae. *f2* zweitjüngstes Blatt; *st* die Stipulae desselben. *f3* das drittjüngste Blatt; *st3* dessen Stipulae.

Eine nicht geringe Zahl von Gewächsen zeigt ein dem bisher erörterten entgegengesetztes Grössenverhältniss der Längshälften seitlich stehender Blätter von der Lothlinie abgelenkter Sprossen. Die der Spitze des Sprosses zugewendete, vordere Hälfte des Blattes ist die grössere z. B. bei Celtis australis und occidentalis, Ulmus effusa, Planera Richardi, Alnus glauca, Platanus occidentalis, Corylus Colurna, Vitis vinifera — bei diesen allen bei zweizeiliger Blattstellung —; bei Calycanthus occidentalis, laevigatus und floridus bei zweigliedrig decussirter Stellung der Blätter; bei Pinus Picea, Taxus baccata, Salisburia adiantifolia, Liquidambar orientale bei schief dreizeiliger Blattstellung. — Eine Reihe dieser Formen bietet in ähnlicher Weise eine Bestätigung dafür, dass der dem Zenith zugewendete Rand des jungen Blattes der im Breitenwachsthum geförderte ist, wie dies bei Hedera Helix (S. 587) der Fall war. Die der Länge nach mit der Vorderfläche zusammen gefalteten (auf späteren Stufen des Knospenzustands auch noch zwischen den Seitenrippen tief gefalteten) Blätter zweizeilig beblätterter Zweige von Ulmus effusa und Alnus glauca liegen in der Knospe so, dass die Einfaltungsebenen mit einer durch die Längsachse des Zweiges gelegten Verticalebene nach oben geöffnete spitze Winkel bilden. Die zeitig der unteren in der Entwickelung voraus eilende obere Hälfte der Blattspreite wird bei der Entfaltung der Knospe zur vorderen, indem der Blattstiel eine Viertelsdrehung (an den rechtsstehenden Blättern linksum, und umgekehrt) ausführt (Fig. 179). Aehnlich, aber nur sehr schwach nach aussen geneigt sind die ebenso gefalteten Blätter in den Knospen von Planera Richardi. (Siehe die Fig. 174, S. 586.) Hier ist auch der Grössenunterschied beider Blatthälften nur gering, wiewohl constant. In gleicher Art, und zwar stark nach aussen geneigt sind in frühester Jugend die Blätter in den Knospen von Platanus occidentalis. Der nach oben gewendete Rand der Lamina wächst zwar in der ersten Jugend rascher in die Breite als der untere, aber der geringe in der Knospe gebotene Raum nöthigt die Ränder der Blattspreiten, sich nach hinten umzubiegen. Fortan ist der Rand der unteren Hälfte in der Entwickelung gefördert. Er behält den Vorsprung vor dem anderen; die untere Blatthälfte bildet sich zur grösseren aus, und diese wird bei Entfaltung der Knospe zur vorderen.

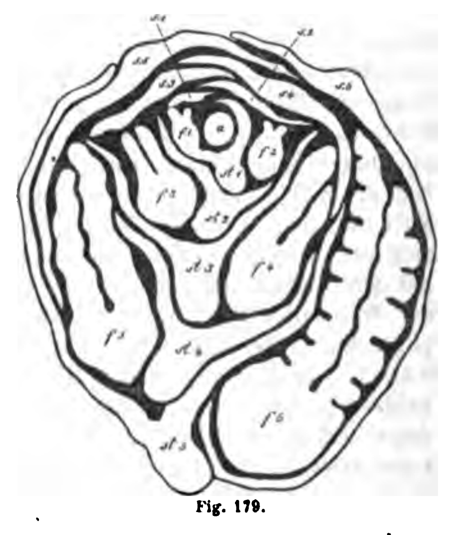


Fig. 179.

Aber wesentlich andere Verhältnisse walten ob beim Breitenwachsthum der flach in der Knospe liegenden Blattspreiten von Celtis australis; der gefalteten Spreiten von Vitis vinifera. Die dem Zenith abgewendeten Ränder der in der Knospe eingeschlossenen Blätter von Celtis werden hier stärker verbreitert, als

Fig. 179. Querdurchschnitt der Mittelgegend der Endknospe eines Seitenzweigs der Ulmus effusa. *f1—f6* sind die quer durchschnittenen Blattspreiten, deren obere Hälften von *f4* an deutlich die grösseren sind; *s* die oberen, *st* die unteren Stipulae.

die aufwärts gekehrten (Fig. 180). Bei Vitis vinifera zeigen zwar die meisten Blätter schwacher Zweige, aber nur die unteren Blätter kräftiger Triebe (Lohden) eine stärkere Ausbildung der vorderen Blatthälfte. Sie hatten in der schräg aufgerichteten Lohdenknospe eine gegen den Horizont geneigte Lage. Die später sich entwickelnden Blätter entstehen an der überhängenden, senkrecht abwärts gerichteten Achsenspitze. Diese Blätter haben gleichgrosse Längshälften der Lamina. Bei Pinus Picea L., P. cephalonica und Taxus baccata liegen die Blätter flach in der Knospe, mit den Vorderflächen der Achse zugewendet. Vermöge ihrer schiefdreizeiligen Stellung haben sie alle denkbaren Lagen zur Lothlinie. Ebenso bei Salisburia adiantifolia, deren Blätter der Anlage nach in der Knospe radial zur Achse eingefaltet sind, später aber durch Ineinanderdrängung (die tieferen pressen ihre Spreiten zwischen die höheren) wenig regelmässig verschoben werden. Die Blätter dieser Coniferen zeigen auf Knospenquerschnitten nicht das Geringste von der ungleichen Ausbildung der vorderen und der hinteren Längshälfte, welche an entfalteten Blättern seitlicher Zweige namentlich dicht über dem Grunde der (auch bei Pinus Picea kurz gestielten) Spreite deutlich hervortritt. Die (übrigens nicht bedeutend) stärkere Verbreiterung der nach der Zweigspitze hin gekehrten Hälfte tritt erst während der Entfaltung der Knospen, während der kammähnlichen Gestaltung der sich entwickelnden Zweige durch Seitwärtsrichtung der Blätter ein. Während dieses Processes ist der sich stärker verbreiternde Rand aller Blätter nach u n t e n gewendet; selbst der Blätter solcher Zweige der Weisstanne und Eibe, die später ziemlich steil aufgerichtet sind. Denn während des Hervortretens aus dem Knospenzustande hängen die jungen, noch schlaffen Sprossen dieser Bäume etwas nach unten, um erst später sich aufzurichten. — Es liegt der Schluss nahe, dass die Substanz der jungen Blattanlagen von Celtis und Vitis und jener Coniferen längere Zeit die plastische Beschaffenheit behält, vermöge deren sie dem Zuge der eigenen Schwere passiv folgt, wie dies, periodisch mit dem Aufwärtsstreben wechselnd, die Substanz im Substrat abwärts sinkender Plasmodien thut, und dass das Blatt in ähnlicher Weise hauptsächlich nach unten hin verbreitert wird, wie die Spitze einer kräftigen Wurzel nach unten wächst: durch eine auf dem Herabsinken der halbweichen Masse beruhende Förderung der Volumenzunahme der unteren Endigung. Diese hier besonders lange andauernde, bei Begonia, bei den Stipulen mancher Laubhölzer auf eine kurze Frist (S. 584) beschränkte Förderung des Breitenwachsthums des unteren Blattrandes wird bei Celtis und Vitis von dem Wachsthum des oberen (nach der Entfaltung hinteren) Blattrandes nicht wieder eingeholt.

Die eben erörterten Verhältnisse bleiben für Pflanzen mit zweizeiliger Blattstellung nur dann an Haupt- und Nebenachsen ungestört die gleichen, wenn die Distichie der Blätter an allen Auszweigungen in der gleichen (planen oder gekrümmten) Fläche liegt, wie dies der Fall ist z. B. bei Lolium, Iris, Gladiolus, Hedera (abgesehen von den fruchttragenden Sprossen, siehe weiter unten), Ampelopsis cordata Michx., Aristolochia Sipho und pubescens. Ganz anders bei der transversalen Distichie, der Kreuzung der Medianebenen zweizeiliger Blätter an Haupt- und Nebenachsen. Dieses Verhältniss ist bei Weitem das häufigere: es findet sich bei der grossen Mehrzahl der Gräser (vom zweiten Blatte der Nebenachse an), bei Liliaceen mit zweizeiligen Blättern, z. B. bei Phormium, und ist fast ausnahmslose Regel für distichophylle, nicht schlingende oder kletternde

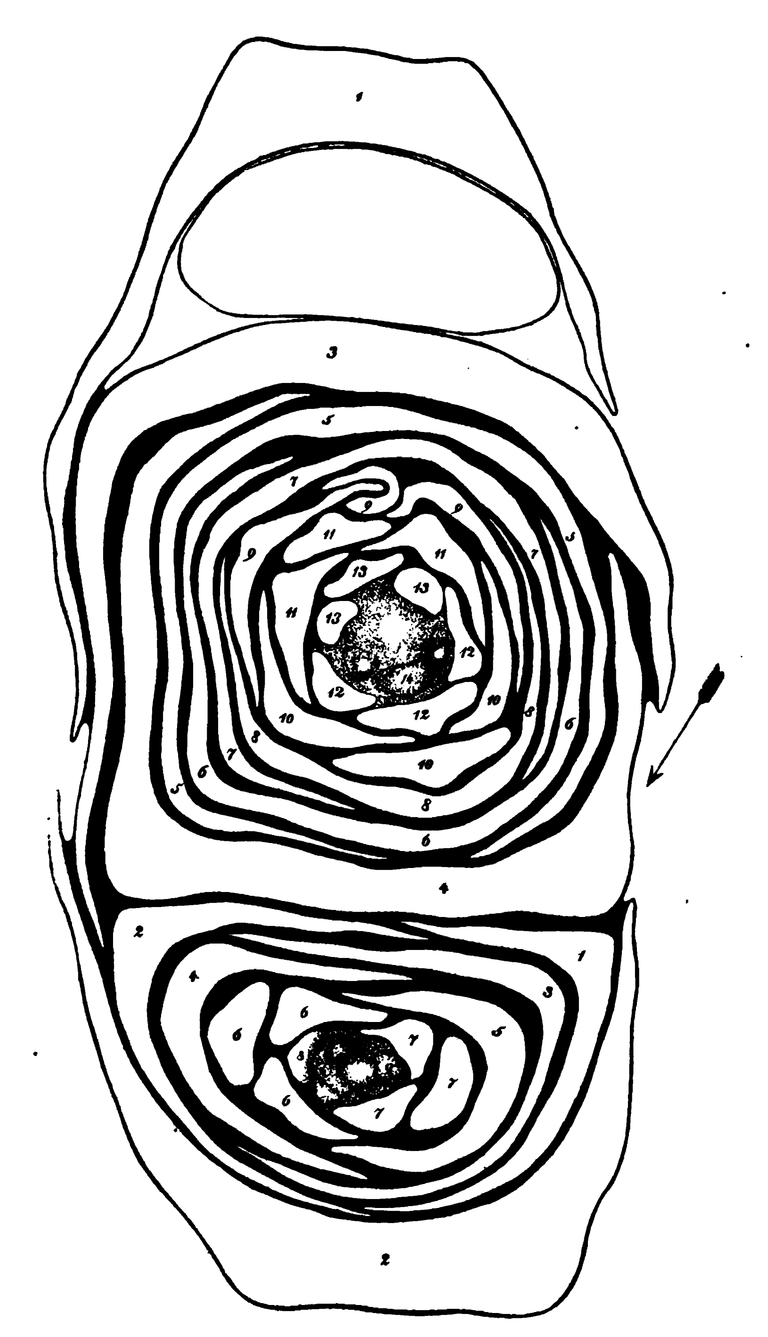


Fig. 180.

Fig. 180. Querdurchschnitt einer Winterknospe der Celtis australis. In den Achseln der Vorblätter 1 und 2 stehen Sprossen höherer Ordnung; von diesen ist nur der untere im Detail gezeichnet, der obere blos im Umriss. Die Zeichnung ist aus 2 Querschnitten componirt; der Scheitel der Hauptachse der Knospe liegt in Wirklichkeit erheblich höher, als der der Nebenachse. Der Pfeil neben der Figur giebt die Richtung der Lothlinie an; die Spitze weiset nach unten. An den Spreiten der Blätter 10, 11 und 12 der Hauptknospe sieht man deutlich die stärkere Verbreiterung der nach unten gewendeten Hälfte.

Dikotyledonen. Die transversale Distichie bedingt, dass die ersten Blätter einer Knospe, welche an einem gegen den Horizont geneigten Zweige in genau seitlicher Insertion sich entwickelt, ihre Medianebenen vertical stellen. Wo irgend diese Art der Insertion eintritt, bleibt sie aber nicht dauernd für die später zur Entwickelung gelangenden Blätter der Knospe erhalten; diese kommen seitlich zu stehen. In dem Hergange dieser Stellungsänderung zeigt sich eine Reihe interessanter Verschiedenheiten.

Der einfachste Fall ist der einer Torsion des ersten einigermaassen in die Länge gestreckten Internodium (oder der zwei ersten solcher Internodien) des Seitenzweiges um ein Viertel eines Kreises. Bei Dikotyledonen ist das sich drehende Internodium gemeinhin das dritte (dasjenige oberhalb der Vorblätter) oder das dritte und vierte. Dieser Fall kommt vor z. B. bei Trifolium medium, Astragalus Cicer, Carmichaelia australis, Polygonum platycladon und bei den Gräsern mit transversal zweizeiligen Blättern. Die Dikotyledonen mit zweizeilig decussirter Blattstellung stellen sehr allgemein die Blätter ihrer lateralen Achsen, deren erstes Blattpaar verticale Stellung der Medianebenen einhält, dadurch seitlich, dass das zweite und dritte gestreckte Internodium jedes eine Sechszehnteldrehung gleichen Sinnes ausführen. So werden die Medianebenen der ferner sich entwickelnden Blattpaare um ungefähr 45° gegen den Horizont geneigt; und die gleiche Neigung kommt den Medianebenen der Blattpaare der Seitenachsen zu, die in den Achseln dieser Paare von Blättern stehen. Der Versuch zeigt, dass die wachsenden Stängel der Gräser, bei Ausschluss der Beleuchtung oder bei allseitig gleichmässiger Beleuchtung, regelmässig eine Drehung ausführen, wenn die zweizeiligen Blätter nicht genau seitlich, wenn die senkrecht durch ihre Medianebenen gelegten Ebenen nicht lothrecht stehen; eine Drehung, welche soweit geht, dass die Medianebenen der Blätter eine horizontale Linie in sich aufnehmen. Diese Drehung ist unabhängig vom Einflusse des Lichts. Sie vollzieht sich auch an unterirdischen, seitlich gestellten Nebenachsen transversal distichophyller Gramineen, z. B. des Gynerium argenteum. Die enge Einpressung der Seitenknospe zwischen Stützblatt und Achse lässt die Drehung nur langsam von Internodium zu Internodium vorschreiten. Ihr Vorhandensein ist aber in der Erscheinung kenntlich, dass die Verbindungslinien der Medianpunkte sämmtlicher Blätter einer quer durchschnittenen Knospe zwei steile gleichsinnige Spirallinien darstellen. Auf den Durchschnitten von Knospen, deren Blattinsertionen von einer durch die Achse gelegten Verticalebene um genau ein Viertheil des Umfangs abstehen, sind jene Verbindungslinien eine gerade, horizontale Linie. Wirkt statt der Schwerkraft die Centrifugalkraft auf einen wachsenden Grasstängel; ist eine Graspflanze im Rotationsapparat so aufgestellt, dass die Medianebenen der Blätter vom Rotationsradius unter einem spitzen Winkel geschnitten werden, so erfolgt eine Drehung, welche die Blätter so richtet, dass ihre Medianebenen eine zum Rotationsradius rechtwinklige, in der Rotationsebene liegende Linie in sich aufnehmen. Diese Torsionen sind demnach nur durch den Einfluss der Schwerkraft bedingt (Vergl. Fig. 181 mit Fig. 182.

Auch bei den dikotyledonen Laubhölzern ist bei der Gleichrichtung der Blätter der Achsen höherer Ordnung mit denen der geneigten Achsen nächstniederer Ordnung eine Drehung des zweiten, beziehendlich des dritten oder dritten und vierten Internodium der Nebenachsen betheiligt. Dafern aber die Knospe nicht völlig genau der Seitenkante der Achse eingefügt ist, dafern die Medianebenen

ihrer ersten Blätter nicht absolut vertical stehen — und bei dikotyledonen Laubbäumen ist dies, in Folge der Herabdrückung der Knospeninsertion auf die untere

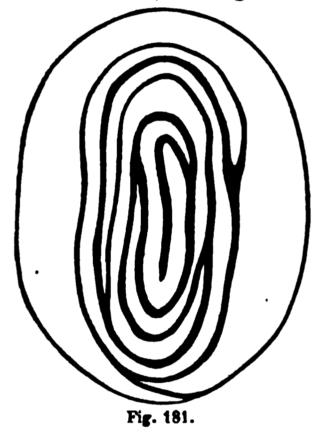


Fig. 181.

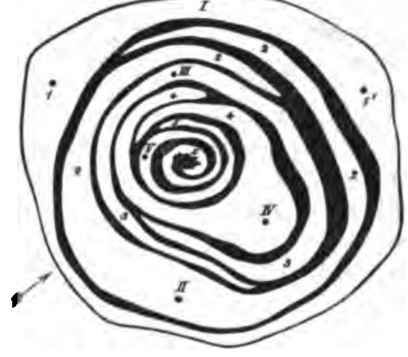


Fig. 182.

Seite des Zweiges (S. 599) niemals der Fall — zeigt sich schon in der Knospe der Seitenachse, vor der Streckung und Drehung ihrer Internodien, vielfach eine Beeinflussung der Blattinsertion durch eine in verticaler Richtung wirkende Kraft. Jedes höhere Blatt der nach unten gewendeten Längsreihe von Blättern steht, in der Scheitelansicht des Querschnitts der Knospe, an einer Stelle, die von der Insertion des nächstunteren Blatts nach einer gegebenen Richtung, in der Fig. 183 z. B. nach rechts hin abweicht; jedes jüngere Blatt der oberen Längsreihe an einem von dem nächstälteren nach der entgegengesetzten Richtung (in der Fig. 183 nach links) seitlich abliegenden Orte.

Besonders beträchtlich ist diese Ablenkung bei den seitlichen Sprossen von Reben (Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea). Die schmächtigen Seitensprossen (sogenannten Geizen) geneigt gegen den Horizont wachsender kräftiger Triebe (sogenannter Lohden) stellen ihre ersten fünf Blätter (bei Ampelopsis hed. sämmtlich Niederblätter) mit ihren Medianebenen nahezu vertical. In der Achsel des dritten (nach oben gewendeten) dieser Blätter wird eine rasch und kräftig sich entwickelnde Seitenachse, eine Lohdenknospe angelegt, deren Blätter ihre Medianebenen senkrecht zu denen der Geize stellen. Diese Blätter sind somit den (in Bezug auf die Verticale) seitlichen Kanten der Achse eingefügt, und zeigen auf dem Querschnitt der Knospe ein starkes Ansteigen der Verbindungslinien der Medianen jeder Längsreihe. Auch das 6te bis 8te oder 9te Blatt der Geize sind bei Ampelopsis h. noch als Niederblätter ausgebildet. Ihre Medianen sind aber bereits von der Lothlinie weit abgelenkt; und es steht die Medianebene des 9ten schon beinahe, die des 10ten Blattes (ersten Laubblatts der Geize) völlig den Medianebenen der Blätter der zur Geize axillaren Lohdenknospe parallel. — In der Achsel des vierten Blatts der Geize wird eine schwächliche Seitenknospe angelegt. Durch den Druck

Fig. 181. Durchschnitt der Blattknospe des Embryo eines reifen Samens von Zea Mays.

Fig. 182. Durchschnitt der Blattknospe einer jungen Maispflanze, welche um eine verticale Achse rotirend keimte. Der Pfeil zeigt die Richtung des Rotationsradius an; seine Spitze weiset nach Aussen. Die Blätter *I*—*IV* sind im reifen Samen bereits angelegt; ihre Medianen fallen sämmtlich in eine Ebene (die Medianebene des Samens), wie der Durchschnitt der Blattknospe eines reifen Samens, Fig. 181, zeigt. Während der, rotirend erfolgten, Keimung ist die Medianebene des Blattes *III* nach links, die des Blattes *IV* stärker nach rechts abgelenkt worden. Die Projection der Medianebene der Blätter *IV* und *V* auf die Durchschnittsfläche steht schon senkrecht zum Rotationsradius. — Der Versuch ist sehr oft wiederholt worden; stets mit analogem Erfolge.

der rasch in die Dicke wachsenden Lohdenknospe wird die Geize gegen ihr zweites Vorblatt hin gedrängt, und an der im 4ten Blatt axillaren Knospe vorbei geschoben, so dass diese schief nach aussen, nach dem Stützblatt der Geize hin gerückt erscheint. Die Medianebenen ihrer ersten Blätter werden dadurch gegen die der Geize stark geneigt (Fig. 183), in extremen Fällen selbst dieser parallel. Entwickelt diese Knospe sich weiter, so werden auch ihre späteren Blätter, gleich denen der Geize, mehr und mehr von der Einfügung in eine Verticalebene abgelenkt, und endlich genau seitlich gestellt.

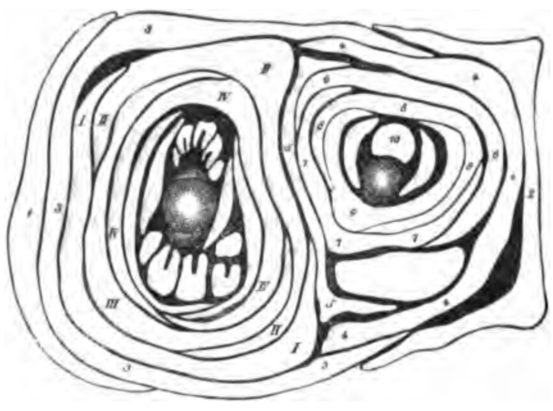


Fig. 183.

Die Richtung dieser Ablenkungen geht aufwärts; die Einfügungsstelle jedes jüngeren Blatts erscheint über die des nächst älteren Blatts derselben Längsreihe gehoben. So wird die Einfügung der später entwickelten Blätter auch an solchen Sprossen, an denen die ersten Blätter nahezu genau der oberen und unteren Kante inserirt waren, mehr und mehr seitlich, ohne dass eine Torsion der Achse statt hat. Die in solcher Weise zu Stande kommende seitlich zweizeilige Blattstellung zeigt selbstverständlich keine genaue Opposition, keinen der Stängelachse parallelen Verlauf der Zeilen, vielmehr sind diese (in der Knospe) etwas tangentalschief, auf den Stängelumfang bezogen in entgegengesetzter Richtung (beide nach aufwärts) geneigt. Sie stellen sich auf dem Querschnitt der Knospe als zwei nach oben convergirende Linien dar, abgesehen von gelegentlichen, auf die Pressung durch umhüllende Blattgebilde beruhenden Verschiebungen der in Blattbildung begriffenen Achsen, wie sie z. B. die untere der Knospen der Fig. 179, S. 595 zeigt. Diese ersten 6 Blätter wurden angelegt während die Hauptknospe, welche die Mitte der Figur einnimmt, rasch in die Dicke wuchs, und dadurch den noch blattlosen oberen Theil der Seitenachse nach Bildung jedes Blatts immer weiter von sich hinweg drückte. So kommt es, dass jederseits drei Blätter nicht eine aufsteigende, sondern eine absteigende Reihe bilden.

In noch gesteigertem Maasse kommt die Anordnung der Blätter in Reihen,

Fig. 183. Querdurchschnitt einer zur Ueberwinterung bestimmten Seitenknospe der Ampelopsis hederacea, Anfang Octobers gefertigt. Die rechte untere Ecke der Figur war gegen den Erdboden gerichtet. 1 und 2 sind die beiden ersten, rechts und links vom Stützblatt stehenden, spreitenlosen Blätter der Seitenachse (der sogenannten Geize); 3 deren 3tes gleichfalls spreitenloses Blatt. In der Achsel desselben steht eine Nebenachse, die sogen. Lohde, die viel kräftiger sich entwickelt als die Geize. *I—IV* sind deren 4 erste, spreitenlose Blätter, die beiden jüngsten quer durchschnittenen Blätter, deren Stipulae und Blättchen der Lamina getrennt erscheinen, sind nicht beziffert. 4—10 sind die übrigen Blätter der Geize; oberhalb des Blatts 4 hat dieselbe noch eine zweite, weit aus der Medianebene von 4 heraus gerückte Seitenachse gebildet. — Die Zeichnung ist aus zwei consecutiven Querschnitten der nämlichen Knospe componirt, ein Verfahren, das deshalb nöthig war, weil der Scheitel der Knospenachse der Geize höher liegt, als der der Lohde. Während die Medianebenen der Blätter 1—5 nur etwa 20° von der der Medianebene der Verticalen divergiren, ist der Winkel zwischen Blatt 6 und der Lothlinie schon ca. 50°, der zwischen der des Bl. 7 und dieser 75°; bei Bl. 8 82°, bei Bl. 9 u. 10 90°.

welche auf dem Querschnitt der Knospe aufwärts ansteigen, denjenigen Achsen derselben Pflanzen zu, deren erste Blätter schon dem gegen den Horizont geneigten Zweige genau seitlich inserirt sind. Diese Hebung der beiden Blattzeilen ist sehr beträchtlich z. B. bei Castanea, Fagus, und ganz eminent bei Alnus und Ulmus (vergl. die Abbild. S. 593, 609). Diese und ähnliche Formen geben an jedem gelungenen, das Achsenende und die jüngsten Blätter blosslegenden Querschnitte Aufschluss über den Hergang der Hebung. Jedes Blatt wird genau an der Seitenkante des gegen den Horizont geneigten Sprosses angelegt, dem nächstjüngsten Blatte gerade oder ziemlich gerade gegenüber. Weiterhin aber verdickt sich die Achse ganz vorwiegend in ihrer oberen, aufwärts von der Mediane der Blattinsertion gelegenen Hälfte. Dadurch wird die Einfügung der Blätter nach der unteren Stängelhälfte herab gedrückt; in dem Theile des jungen Stängels, in welchem dieser Prozess im Gange ist (in der Knospe) werden sie in zwei nach oben tangentalschiefe Längsreihen geordnet. Tritt die volle Intensität der Steigerung des Dickenwachsthums der oberen Stängelhälfte sehr zeitig nach Anlegung der Blätter ein, so steigen die Blattzeilen auf dem Querschnitt der Knospe sehr steil an; so z. B. bei Ulmus, Alnus (Fig. 178, S. 593); erfolgt jene Steigerung allmälig und langsam, so ist die Steilheit der Zeilen geringer, wie bei Tilia, Castanea, Planera (Fig. 173, S. 586). Im einen wie im anderen Falle aber werden die Blätter von der oberen Fläche des ausgebildeten Zweiges hinweg auf die untere gedrängt, auf welcher sie, nachdem das überwiegende Dickenwachsthum der oberen Stängelhälfte zu Ende ging, zwei der Zweigachse parallele Reihen bilden, und mit ihren Medianen um einen kleineren Bogen der Stängelperipherie, als die Hälfte derselben, von einander entfernt sind. Diese relative Annäherung der Blattreihen auf der unteren Zweigfläche ist oft sehr beträchtlich; bei Platanus occidentalis z. B. sind hier die Blattmedianen um kaum $^1/_4$ des Zweigumfanges von einander entfernt. — Die Förderung der Massenzunahme der oberen Längshälften solcher Sprossen macht den Umriss dieser Hälften auf verticalen Längsdurchschnitten bauchig vorspringen; die obere Kante des Stängelendes ist stärker gewölbt als die untere. So bei Celtis, Ulmus, Platanus u. A. — Die geneigt oder horizontal wachsenden Stängel von Gräsern und Trifolien zeigen keine Andeutung einer Bevorzugung des Dickenwachsthums der dem Zenith zugewendeten Stängellängshälfte. Die Medianebenen aller Blätter fallen zusammen; ein Verhältniss, welches an Querdurchschnitten der sehr vielblättrigen Laubknospen des Gynerium argenteum besonders deutlich ist. Während die Blätter der Gräser, die Stipulen der Trifolien in ihrem Wachsthum von der Schwerkraft sehr bedeutend beeinflusst werden, wird die Verdickung der Stängelglieder ihrer Knospen durch jene Kraft nicht afficirt.

Eine Steigerung der Verdickung der oberen Stängelhälfte tritt auch an von der Lothlinie abgelenkten Achsen mit schräg dreizeiliger Blattstellung ein; hier aber erst während des Heraustretens derselben aus dem Knospenzustande, im Beginne der Streckung der Internodien. — Laurus Benzoïn z. B. ordnet ihre Blätter nach einer Divergenz $< ^2/_5 > {}^3/_8$. Auf Querdurchschnitten der Gipfelknospen stark geneigter Zweige stehen die Blätter unter genau gleichen Divergenzwinkeln. Während der Entfaltung der Knospe aber verdickt sich die obere Hälfte ihrer Achse so vorzugsweise, dass die Blätter auf den ersten Blick zweizeilig angeordnet scheinen. Ein breiter, dem Zenith zugewendeter Streif des Stängels

ist blattlos; die Blattinsertionen sind sämmtlich nach der Unterseite des Stängels gerückt, mit einziger Ausnahme der wenigen, welche zufällig genau in den Durchschnitt einer durch die Stängelachse gelegten Verticalebene mit der oberen Fläche des Zweiges fallen. Dieser Fall ist ein extremer. Aber ähnlich verhalten sich die, in ihrer Richtung dem Parallelismus mit der Ebene des Horizonts sich nähernden Zweige der meisten Laubbäume mit zerstreuter Blattstellung. Der blattlose Streifen der Oberseite des Zweiges ist nur minder breit. So z. B. bei $^2/_5$ Div. der Blätter bei Gleditschia triacantha, Pyrus, Cydonia, Quercus, Spiraea acutifolia Willd., bei $^3/_8$ Div. bei Spiraea opulifolia, Reevesiana. Auch an gegen den Horizont geneigten Zweigen mit zweigliedrig decussirter Blattstellung, deren Blattpaare (wie dies Regel ist) in gegen die Lothlinie geneigten Ebenen inserirt sind, ist die Distanz der Blattmedianen auf der Oberseite des Zweiges grösser, als auf der unteren. Ich bestimmte die Breite dieser Distanz auf der Unterseite des Zweiges z. B. bei Deutzia scabra zu $^5/_6$, bei Philadelphus Gordonianus Lindl. zu $^4/_5$ von der Distanz derselben Blätter auf der Oberseite.

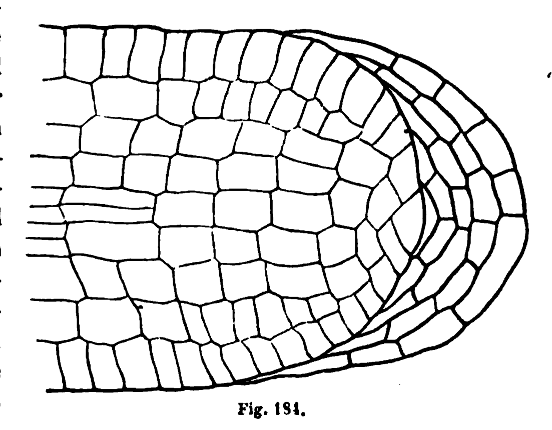
Durch dieselbe stärkere Verdickung der nach oben gewendeten Längshälfte der Achse wird die Stellung blattachselständiger Seitenknospen gegen den Horizont geneigter Zweige vieler Bäume, ferner der zweizeilig beblätterten Aristolochien u. A. über die Mediane des Stützblatts hinauf gerückt. Die ganz jungen Anlagen der Seitenachsen werden von der Medianebene des Stützblatts genau halbirt. Während der weiteren Ausbildung der Knospe verdickt diese aber so vorzugsweise die gegen den Zenith gekehrte Längshälfte ihrer Achse, dass zur Zeit des Blätterfalls an allen seitlich gewendeten Blattnarben die axillare Knospe nur mit der kleineren Hälfte ihres Querdurchmessers unterhalb der Mediane des Stützblatts, mit der weitaus grösseren Hälfte desselben oberhalb dieser Mediane steht. Besonders deutlich ist dieses Verhältniss bei Juglandeen; aber auch bei Quercus, Prunus u. v. A. tritt es hervor [1]).

Diese Steigerung des Dickenwachsthums der oberen Längshälfte solcher Zweige unserer Laubbäume, welche von der Lothlinie divergirend wachsen, ist eine Folge der Einwirkung der Schwerkraft. Wird die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft ersetzt, so tritt dieselbe Steigerung in der dem Rotationscentrum zugekehrten Hälfte derjenigen Sprossen ein, welche in Richtungen sich entwickeln, die von dem Rotationsradius divergiren. Ich liess eben keimende Samen von Castanea vesca und Corylus avellana 4 — 6 Wochen lang in der Weise wachsen, dass sie unausgesetzt um eine verticale Achse 4mal in der Secunde mit einem Radius von 20 CM. sich drehten. Die keimenden Pflanzen empfingen nur von der Seite wagrechte Lichtstrahlen, so dass die Beleuchtung allseitig gleichmässig war. Die Hauptachsen richteten sich nach dem Rotationscentrum, in Winkeln von 10—15° aus der Ebene des Horizonts ansteigend. Alle während des Versuchs erst entstandenen, blattachselständigen Knospen zeigten auf dem Querschnitte die Anordnung der zweizeilig gestellten 6 — 8 Blattanlagen in schräge Reihen, welche gegen den Rotationsmittelpunkt convergirten.

Horizontal oder nahezu horizontal gewachsene, zu Wurzeln modificirte Achsen zeigen ebenfalls eine Förderung des Dickenwachsthums der oberen Längshälfte nahe hinter der Spitze. Noch innerhalb der Wurzelhaube nimmt das Volumen des

1) Diese Erscheinungen sind bereits durch Schimper bemerkt, aber nicht erklärt · üb Symphyt., p. 96 ff. Vergl. auch Möhl, morph. Unters. üb. die Eiche, p. 12.

Gewebes und die Zahl der Zellenschichten in der oberen Hälfte des bleibenden Theils der Wurzel rascher zu, als in der unteren Hälfte. Diese Erscheinung wurde bei allen darauf untersuchten Pflanzen beobachtet. Der Querschnitt vertical abwärts wachsender Wurzeln ist ein Kreis; derjenige horizontal gewachsener Wurzeln, dicht hinter der Spitze genommen, ist von elliptischem oder eyförmigem Umriss; der grösste Querdurchmesser der Wurzel fällt zusammen mit der Lothlinie. Das Verhältniss dieses verticalen zu dem horizontalen Durchmesser fand ich z. B. bei Bromus laxus = 1,06 bis 1,15 : 1, bei Caladium esculentum = 1,14 : 1, bei Angiopteris evecta = 1,13 bis 1,17 : 1 [1]). Der Umriss des verticalen Längsdurchschnitts solcher Wurzeln ist in der oberen Hälfte stärker gewölbt als in der unteren. Die Wurzelhaube reicht an der oberen Kante des bleibenden Theils der Wurzel minder weit rückwärts, als an der entgegengesetzten (Fig. 184). In diesen Verhältnissen ist es begründet, dass auf einer undurchdringlichen Unterlage horizontal gewachsene Wurzeln durch einen auf ihr Ende geübten Zug aufwärts nur schwer abgelenkt werden können, während ihre Spitzen nach Entfernung jener Unterlage durch die eigene Last abwärts sinken; dass sie in einem Medium, welches dichter ist als sie selbst, z. B. in Quecksilber, häufig horizontal weiter wachsen. Das relativ starre Gewebe der Wurzelhaube setzt einer Kraft, welche auf die Wurzel von der Kante her einwirkt, die minder weit hinauf von der Haube bedeckt ist, einen geringeren Widerstand entgegen, als einer Kraft, welche in der umgekehrten Richtung thätig ist [2]).


Fig. 184.

Die Förderung des Wachsthums in der Richtung zenithwärts, welche an von der Lothlinie abgelenkten Sprossungen stattfindet, ist eine Anhäufung der organisirten Substanz in der nach oben gewendeten Längshälfte. Diese wird nicht allein umfangreicher, dicker als die untere. Sie enthält auch eine relativ grössere Menge fester Bestandtheile des Pflanzenkörpers, als jene. Die obere Hälfte geneigter oder wagrechter Zweigenden ist dichter, von grösserem specifischen Gewichte als die untere. Jene sinkt in einer Zuckerlösung unter, in welcher diese schwimmt. — Einige Pflanzen zeigen einen merklichen Ueberschuss der Dicke der Zellwände des Rindenparenchyms der oberen Längshälfte derartiger Zweige über die Dicke derer der unteren Längshälfte.

Fig. 184. Verticaler Längsdurchschnitt der wachsenden Spitze der horizontal gewachsenen Wurzel einer Keimpflanze der Pteris aquilina. Die obere Längshälfte zeigt über dem axilen Bündel gestreckter Zellen 4, die untere unter demselben nur 3 Zellenschichten; die Wurzelhaube reicht unten bis zur 9ten, oben nur bis zur 7ten Zelle rückwärts von der Scheitelzelle des Vegetationspunkts.

1) Hofmeister, in bot. Zeit. 1868, p. 277. Daselbst noch andere Beispiele.
2) Derselbe a. a. O. p. p. 279.

Der Nachweis der grösseren Dichtigkeit der oberen Längshälfte gegen die Horizontebene geneigter junger Zweige lässt sich leicht an den wachsenden hakenförmig abwärts gekrümmten Sprossen von Ulmus, Corylus, Platanus, Ampelopsis, Tilia führen. Man spalte die Stelle eines solchen Zweigendes, welche die vordere Hälfte der nach unten concaven Beugung mit horizontaler Chorda bildet, in eine obere und untere Hälfte; entferne etwa ansitzende Blätter, tauche die Präparate einige Secunden in Weingeist, um anhängende Luft zu entfernen, und bringe sie in ein wenigstens 10 CM. tiefes Glasgefäss, das mit einer Zuckerlösung von beiläufig 1,2 spec. Gew. gefüllt ist, und welches man längere Zeit ruhig stehen liess, so dass den Inhalt des Gefässes an dessen Boden eine Schicht grösserer Dichtigkeit bildet, und von da aufwärts allmälig specifisch leichter wird. Die obere Längshälfte des Zweigstücks sinkt stets tiefer ein. als die untere. — Ulmus effusa zeigt auf dünnen Längsschnitten der betreffenden Stelle eine um die Hälfte grössere Dicke der Zellwände des Rindengewebes der oberen Stängelseite, verglichen mit denen der unteren.

Auf dieser Anhäufung organisirter Substanz in der oberen Längshälfte von der Verticale divergirender pflanzlicher Gebilde, deren letzte Streckung noch bevorsteht, beruht in sehr vielen Fällen die so häufig vorkommende Erscheinung, dass bei dem Beginne dieser letzten Streckung eine energische Abwärtskrümmung des betreffenden Pflanzentheils vollzogen wird; eine Krümmung, die weiterhin, in der letzten Phase der definitiven Streckung, sich durch Aufwärtskrümmung wieder ausgleicht. So die hakenförmig gekrümmten Enden wachsender Zweige von Fagus, Castanea, Ulmus, Tilia, Corylus u. v. A. (selbst Quercus, Betula u. a. Laubbäume zeigen derartige Krümmungen abwärts derjenigen Sprossen, welche im Knospenzustand eine stark geneigte Stellung einhielten); — die Blüthenstiele von Forsythia viridissima, die Inflorescenzachsen von Corydalis cava, die Blättchen sich entfaltender Knospen von Aesculus und Pavia (vorzüglich deutlich Pavia macrostachya) u. s. w. — Die in der oberen Längshälfte des Gebildes grössere Menge der zum Flächenwachsthum der Zellwände verwendbaren Substanz bringt eine nach allen Richtungen beträchtlichere Streckung der Membranen zu Wege; auch in Richtung der Länge. Die Verlängerung der oberen Kante hat die Abwärtsbeugung des ganzen Gebildes zur Folge; eine Krümmung die häufig über die Lothlinie hinaus geht.

Mit der normalen Abwärtskrümmung wachsender Wurzelspitzen haben diese Beugungen nichts gemein, als die Richtung abwärts. Sie erfolgen mit activer Kraft; die gebeugte Stelle hat eine, wenn auch nicht sehr beträchtliche, Steifigkeit, selbst Sprödigkeit. Die Beugung lässt sich nicht gewaltsam in die entgegengesetzte überführen. Biegt man ein Blättchen von Pavia macrostachya, ein Zweigende von Ulmus oder Fagus mit dem Finger aufwärts, so schnellt es nach Aufhören des Fingerdrucks in die alte Lage zurück. Der Eintritt der Beugung ist ein plötzlicher, und sie vollzieht sich rasch. Dies ist besonders deutlich an den sich entfaltenden Blättchen von Pavia macrostachya zu sehen. Sie behalten die schräg aufwärts gerichtete Knospenlage bis zur Erlangung einer Länge von mindestens 20 Mm. Dann werden sie, binnen kaum einer Stunde, nach abwärts gebeugt, so dass die jetzt ausgebreitete Blättchenspreite senkrecht steht. In dieser Stellung verharren sie mehrere Tage, bis zur Erreichung etwa eines Viertheils der definitiven Flächenausdehnung.

Für die Richtung dieser Incurvationen ist lediglich die Lage maassgebend, welche das betreffende Gebilde im Knospenzustande zur Lothlinie einhielt; Knospen, denen während der Entfaltung gewaltsam eine andere Lage gegeben wird, als sie zur Zeit der Anlegung hatten, krümmen sich in der Richtung, welche bei der früheren Stellung die Richtung abwärts war. Werden z. B. im zeitigen Frühling geneigt gewachsene Aeste von Corylus oder Forsythia der Art übergebeugt und festgebunden, dass die nach unten gekehrt gewesene Kante gegen den

Zenith gewendet ist, so krümmen sich die austreibenden Knospenachsen sämmtlich aufwärts. Wurde die untere Kante des Asts seitwärts gerichtet, so krümmen sich die austreibenden Sprossen seitwärts.

Die sehr bedeutende hakenförmige Krümmung der Enden austreibender Zweige von Ampelideen, z. B. die der Ampelopsis hederacea, ist nicht allein durch die eben besprochenen Verhältnisse bedingt, sondern auch durch das Hinzutreten eines negativen Heliotropismus; durch Steigerung der Verlängerung der convex gewordenen Längshälfte der gebeugten Strecke des Stängels unter dem Einflusse der Beleuchtung. Bei dem Austreiben der Winterknospe im Frühling sind die Sprossenden nur sehr schwach gebeugt, aber stets nach abwärts; die Incurvation findet nicht anders statt, als in einer durch die Stängelachse gelegten Verticalebene. Weiterhin wird die Incurvation sehr beträchtlich; bisweilen so sehr, dass das umgebogene Endstück des Sprosses schräg aufwärts gerichtet wird Die Krümmung desselben Sprossendes ist variabel. Am stärksten ist sie, wenn die convexe Kante in seitlicher Richtung von den Strahlen der tief stehenden Sonne getroffen wird. Sie verringert sich während der Nacht; bei tagelangem Aufenthalt des wachsenden Sprossendes in völliger Dunkelheit wird sie äusserst gering. Da die grösste Menge von Licht den (stets gegen den Horizont geneigten) Sprossen in der Regel von oben her zugeht, so ist die Einkrümmungsebene gemeinhin lothrecht gestellt. Befindet sich aber ein wachsendes Sprossende unter Verhältnissen, in denen es nur von der Seite her Licht empfängt, so krümmt es sich an der beleuchteten Seite convex. So die Sprossenden, welche nahe an einer verticalen Wand, und dicht unter einem von oben her sie überragenden, beschattenden Dache wachsen. Welches auch die Richtung der eingekrümmten Zweigenden sein mag, so kehrt sie sich binnen 4—10 Tagesstunden in die entgegengesetzte um, wenn gewaltsam, durch Beugung und Anbinden, die Lage des betreffenden Zweiges zur Richtung intensivster Beleuchtung umgekehrt wurde.

An horizontal oder geneigt wachsenden Wurzeln wurden derartige Erscheinungen nirgends in irgend erheblichem Maasse beobachtet. Es findet auch bei ihnen eine Förderung der Volumenzunahme der oberen Längshälfte statt (S. 601). Aber sie ist in der Regel ohne bemerkbaren Einfluss auf die Richtung der Wurzel; das Längenwachsthum der oberen Kante ist während der letzten Streckung nicht beträchtlicher als das der unteren. Dies hat ohne Zweifel seinen Grund in der Rapidität des Längenwachsthums der Wurzeln. Der Vegetationspunkt rückt so rasch vorwärts, die letzte Streckung der Zellmembranen tritt so frühe ein, dass der Querabschnitt der Wurzel, welcher in dem, der Anhäufung der Substanz in der oberen Längshälfte günstigen Entwickelungszustand sich befindet, zu kurze Zeit auf dieser Stufe des Wachsthums verweilt, als dass für gewöhnlich eine beträchtliche Verdickung der Zellenwände, eine erhebliche Concentrirung des Protoplasma des Zelleninhalts der oberen Längshälfte stattfinden könnte. In den seltenen Ausnahmefällen des Hervortretens activer Abwärtskrümmungen an wachsenden Wurzelspitzen aber sind ohne Zweifel derartige Vorgänge eingetreten.

In der Bildung mancher einseitswendigen Blüthenstände tritt das Ueberwiegen der Verdickung der nach oben gewendeten Längshälfte der Inflorescenzachse höchst auffällig hervor. Vicia Cracca und verwandte Formen (ich untersuchte Vicia atropurpurea Desf.) ordnen die Blüthen ihrer Inflorescenzen nach kleinen Divergenzen, ähnlich wie die meisten Papilionaceen. Während der Anlegung schon der ersten Blüthen verdickt die Inflorescenzachse ihre nach oben (der aufrechten vegetativen Hauptachse zu) gekehrte Längshälfte ganz vorwiegend, die angelegten Blüthen sämmtlich auf die untere Seite rückend, auf welcher Seite allein fortan noch weitere Blüthen angelegt werden. Die Blüthen stehen, sämmtlich dem Stützblatt der Inflorescenz zugewendet, zuerst aufrecht; bei weiterer

Entwickelung nickend. In allen wesentlichen Stücken gleich — die stärker verdickte oder sehr verbreiterte Längshälfte des Zweiges ist die nach oben gekehrte — verhält sich die excessive Verbreiterung der einen, dem Zenith zugewendeten, Längshälfte der Inflorescenzachsen vorletzter und vorvorletzter Ordnung der Gräser mit einseitswendigen Aehrchen, wie Dactylis, Digitaria, Paspalum [1]).

Bei den meisten Laubhölzern wächst auch das Holz an der nach oben gewendeten Seite seitlicher Zweige stärker in die Dicke, als an der unteren. Das Wachsthum, die Thätigkeit des holzbildenden Cambium sind in der Richtung aufwärts gefördert. Das Mark solcher Zweige hat eine excentrische, nach unten gerückte Lage. Beispiele: Viscum album, Mespilus germanica [2]).

Die nicht lothrecht gerichteten Achsen einer Anzahl von Pflanzen werden in ihrem Dickenwachsthume durch die Schwerkraft in genau umgekehrter Weise beeinflusst. Die dem Erdmittelpunkt zugewendete Längshälfte ihrer geneigt oder horizontal wachsenden Achsen verdickt sich überwiegend. Es besteht somit zwischen verschiedenen Pflanzenformen in Bezug auf die Förderung der Stammverdickung durch eine in Richtung der Lothlinie wirkende Kraft ein ähnlicher Gegensatz, wie in Bezug auf die Förderung des Breitenwachsthum der Blätter (S. 586).

Die zweizeilig beblätterten, kriechenden Stämme von Polypodiaceen verdicken ihre unteren, dem Boden aufliegenden Längshälften weit stärker, als die nach Oben gewendeten. Neu entstehende Blätter erheben sich am Stammende genau seitlich, in der Durchschnittslinie einer durch die Stammachse gelegten Horizontalebene mit der Stammperipherie. Diese Stellung halten sie während der Weiterentwickelung des Stammes längere oder kürzere Zeit ein; bei Pteris aquilina nur für eine sehr kurze Frist; länger bei Polypodium vulgare; bei Polypodium aureum stehen die jungen Blätter oft noch in 4—5 Mm. Entfernung von dem Achsenende streng seitlich; hier wird ein Durchmesser des Stammes von 8—9 Mm. durch allseitig gleichmässiges Dickenwachsthum desselben erreicht. Von da ab aber (bisweilen auch schon früher) erfolgt das fernere Dickenwachsthum fast nur noch in der unteren Hälfte des horizontalen Stammes. Die beiden Längsreihen von Blättern werden auf dessen obere Seite gerückt, so dass sie bei Polypodium aureum oben nur um $^1/_4$, unten um $^3/_4$ des Stammumfangs von einander entfernt sind. — Die Steigerung des Dickenwachsthums beginnt ungefähr am oberen Ende der (kreisrunden) Insertionsstelle der Blätter, und nimmt innerhalb des von der Blatteinfügung eingenommenen Längsstreifens des Stammes nach unten hin an Intensität rasch zu, der Art, dass die konische Blattanlage um eine volle Viertelswendung gedreht wird. An den sehr jungen, nur wenig über die Stammoberfläche erhabenen, gar nicht von vorn nach hinten abgeflachten Blattanlagen wird diese Drehung nur in der Richtung der einzigen Scheitelzelle kenntlich. Diese keilähnlich zweiflächig zugeschärfte Zelle steht mit ihrem grössten Durchmesser einer durch die Stammachse gelegten Verticalebene parallel bei Pteris aquilina, zu dieser Ebene senkrecht bei den Polypodien. Während der Steigerung der Verdickung der unteren Stammhälfte ändert sie, hier wie dort, ihre Richtung um 90° [3]). Die erste Anlegung der Abflachung des Blattstiels unter der künftigen Vorderfläche der

1) Näheres hierüber im 3ten Bande dieses Buchs.

2) Epinastische Zweige von C. Schimper genannt, Amtl. Bericht Naturforscherverś in Göttingen 1854, p. 87.

3) Man vergl. die Fig. 2b u. 3, Taf. IV, und Fig. 2, Taf. IX, in Abh. Sächs. G. d. W., Bd. 5.

Blattspreite, und die Anlegung der Lamina treten erst nach Vollendung der Umlenkung ein. Die Bildung der Abflachung und der Spreite sind beide nach der Stammspitze orientirt; die Vorderfläche der Lamina ist dieser Spitze zugekehrt. — Die stärkere Verdickung der unteren Stammhälfte giebt sich auf dem in Richtung der Lothlinie geführten Längsdurchschnitt des Stammes durch stärkere Wölbung der unteren Böschung des Achsenrandes zu erkennen, die immer merklich, bei Pteris aquilina oft bis zu einer, dem Vorstehen einer Unterlippe ähnlichen Vorschiebung gesteigert ist [1]. Dass das ganze Verhältniss vom Einflusse des Lichtes unabhängig ist, ergiebt sich aus seinem Vorkommen an den fusstief unter der Erdoberfläche kriechenden alten Stämmen von Pteris aquilina. — Das Gewebe der sich vorzugsweise verdickenden Hälfte der Achsenspitze zeigt keine Spur von Spannung, insbesondere auch nicht in seiner Epidermis, während die Epidermis gleichweit vom Scheitel der Achse entfernter Stellen der oberen Stammhälfte von Polyp. aureum gespannt ist, und nach Ablösung mit der Aussenfläche concav sich einrollt. Die Masse der unteren Stängelhälfte ist, soweit sie in gesteigerter Verdickung begriffen ist, von plastischer Beschaffenheit. Sie modelt ihre Form genau nach kleinen Unebenheiten der Unterlage; ein Verhältniss, welches dann besonders deutlich wird, wenn ein Sprossende von Polypodium aureum oder vulgare über einen anderen Spross desselben Farrnkrauts hinwegwächst. Alles dies rechtfertigt den Schluss, dass die weiche Substanz des wachsenden Stammendes, dem Zuge der Schwerkraft passiv folgend, in der unteren Stammhälfte deshalb vorzugsweise sich anhäuft, weil die Epidermis dieser Hälfte weit dehnbarer ist, als die der oberen. Die Zellmembranen des inneren Gewebes dehnen sich unter dem Drucke des Zelleninhalts vorwiegend abwärts, und da diese Senkung auf das Hinderniss der festen Unterlage stösst, auch seitwärts. Auf die Verringerung der Dehnbarkeit der Epidermis der Oberseite hat bei den Polypodien mit oberirdischen Stämmen die Beleuchtung derselben durch das Tageslicht ohne Zweifel einigen Einfluss. Sie allein kann aber nicht die Ursache der Erscheinung sein, denn — wie schon bemerkt — die Stämme von Pteris aquilina wachsen in völliger Dunkelheit.

Die gegen den Horizont geneigten Aeste von Coniferen mit zerstreuten, kammzähneartig gerichteten Blättern zeigen deutlich ein ähnliches Verhältniss. Bei Pinus Picea L., Taxus baccata und Aehnlichen sind die seitlichen Interstitien zwischen den Blättern sowie die Insertionen der Blattbasen auf der nach Oben gewendeten Seite der ausgebildeten seitlichen Achsen merklich schmäler, als auf der Unterseite; auch an Zweigen, welche von oben her tief beschattet sind. Knospenquerschnitte zeigen keine derartige Differenz. Sie beruht sonach auf einem stärkeren Dickenwachsthum der unteren Zweighälfte, welches erst während des Hervortretens des Sprosses aus dem Knospenzustande sich einstellt. — Auch bei Pinus Abies L., P. silvestris und Laricio sind ähnliche, wiewohl geringere Unterschiede durch genaue Messung nachweisbar. Die Steigerung des Dickenwachsthums der unteren Längshälfte der seitlichen Zweige der Abietineen und Cupressineen dauert an während der durch die Thätigkeit des holzbildenden Cambium erfolgenden Zunahme der Masse. Das Mark dieser Zweige erhält eine excentrische, nach oben gerückte Lage [2].

1) Abh. Sächs. G. d. W. 5, Taf. 8. Fig. 7b.

2) Sie sind, nach C. Schimper's Bezeichnung hyponastisch: Amtl. Bericht d. Naturforscherversamml. in Göttingen 1854, p. 87.

Die seitlichen Zweige verticaler Achsen nicht weniger Pflanzen sind durch die Einwirkung in Richtung der Lothlinie thätiger Kräfte in ihrem ganzen Wesen der Art geändert, dsss ihre Gestalt, oder die Form und die Anordnung der von ihnen hervorgebrachten Zweige und Blätter noch weiter von denen der verticalen Achsen abweichen, als in den bisher erörterten Fällen.

Formen und sonstige Eigenschaften der Blätter sind an verticalen und an geneigten Achsen oft sehr different, auch wenn an beiderlei Achsen die nämliche oder doch ähnliche Blattstellung eingehalten wird. Dieses Verhältniss hat eine weite Verbreitung unter den Coniferen.

Nur die schwächeren, von den Jahrestrieben in offenen Winkeln abstehenden Seitensprossen der (mehr als ein Jahr alten) Kiefern entwickeln sich zu kurzen, einen terminalen Wirtel von (nach specifischen Unterschieden 2—5) Laubblättern tragenden, gestauchten Zweiglein, während die Gipfelknospen der Jahrestriebe, und die dicht neben ihnen stehenden, steil aufgerichteten Seitentriebe, ungleich kräftiger sich entwickelnd, ebenso wie die Hauptachse des Baumes nur schuppenartige, chlorophylllose Blätter hervorbringen. (Die Enden aller Achsen auch der ältesten Kiefern sind während des Austreibens im Frühlinge, und bis nach Anlegung der chlorophylllosen des zur Entfaltung im nächsten Jahre bestimmten Triebes, vermöge höchst energischer geocentrischer Krümmung des unteren Theils des Triebes aufgerichtet, die Richtung der Endknospen der Verticalen sehr genähert; wenn auch ältere Theile seitlicher Achsen, durch die Last der jüngeren abwärts gebogen und in dieser Stellung durch Verdickung des Holzkörpers starr geworden, nahezu wagrechte oder selbst absteigende Richtung erhalten). Wird eine junge Kiefer des Wipfels beraubt, so entwickelt sich unter Umständen einer der kurzen, grüne Blätter tragenden Seitenzweige zu einem neuen Gipfeltrieb; — die Bildung schuppenförmiger Blätter tritt an ihm, gleichzeitig mit plötzlicher Steigerung des Dickenwachsthums, aber erst nach erfolgter Aufwärtskrümmung und Annehmen senkrechter Stellung ein. Pinus Picea L. und Taxus baccata tragen an den verticalen Sprossen straff aufgerichtete Blätter, deren beide Längshälften sich völlig ähnlich, und deren Vorderflächen stets der tragenden Achse zugewendet sind, auch bei dauernd einseitiger Beschattung der Pflanze (z. B. bei deren Stande dicht an einem Felsen oder einer Mauer). Nur die, in der nach der Zweigspitze (und nach unten) gewendeten Längshälfte stärker ausgebildeten (S. 594) Blätter der Seitenzweige besitzen das Vermögen, durch eine Drehung ihrer Basis die Vorderfläche gegen den Zenith zu wenden, sich den Zähnen eines Kammes ähnlich zu stellen. — Die Keimpflanzen von Thuja und Biota entwickeln in der ersten Vegetationsperiode Blätter, welche bei Biota orientalis zwar gleich denen der späteren Auszweigungen zweigliedrig decussirt stehen (4gliedrige Wirtel, aus 2 genäherten, gekreuzten 2gliedrigen zusammengesetzt bilden), die aber durch flache, lineare Form, beträchtliche Länge, und durch die Wendung aller Vorderflächen gegen den Zenith von jenen sich weit unterscheiden. Die in den Achseln dieser Blätter stehenden Seitenzweige haben bereits Blätter von der Form und Anordnung derjenigen der erwachsenen Pflanze: alle sind kurz, dem Stängel dicht angedrückt, die nach Oben und Unten stehenden flach, die seitlichen in der Mediane scharf zusammen gefaltet. Die Hauptachse behält die eigenartig geformten und gerichteten Blätter so lange, als sie senkrecht aufgerichtet wächst. Weiterhin, meist zu Anfang der zweiten Vegetationsperiode, beginnt das Ende der Hauptachse sich seitlich überzuneigen. Die Blätter, welche sie von diesem Momente an bildet, sind denen der Seitenachsen ähnlich gestaltet und geordnet; — der Uebergang von der einen Blattform zu der anderen wird durch allmälige Uebergänge vermittelt.

An einseitig beleuchteten Individuen von Thuja und Biota verläuft die Entwickelung in derselben Weise. Dies deutet darauf hin, dass nur der Einfluss der Schwerkraft die Wachsthumsrichtungen der gegen den Horizont geneigten Zweige modificire. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht auch folgender Versuch. Ich liess einjährige Sämlinge von Biota orientalis einseitig beleuchtet, wochenlang um eine verticale Achse rasch rotiren. Die Stamm-

chen (welche sich nur mässig einwärts beugten) entwickelten während des Versuchs zwar keine neuen Seitenzweige, sondern starben ab, die jüngeren der vorhandenen Seitenzweige aber stellten die Flächen ihrer platten Blätter zum Rotationsradius senkrecht, in Winkeln von 60° bis 80° mit der Lothlinie. Das Licht traf diese Pflanzen bei ihren Rotationen successiv allseitig; die Stellung der Seitenachsen wurde nur durch die Resultirende aus der Schwer- und der Centrifugalkraft bestimmt, welche mit dem Rotationsradius Winkel von 30° bis 20° bildete.

Die Aenderung der Blattformen der Seitenzweige ist begleitet von einer Beeinflussung der Entwickelungsrichtung der neuen Auszweigungen, der Achsen dritter und folgender Ordnung. An Sprossen 2ter Ordnung junger Sämlinge der Biota orientalis erhebt sich gelegentlich und ausnahmsweise noch ein Spross 3ter Ordnung aus der Achsel eines der nach oben stehenden platten Blätter. Alle später zur Entwickelung kommenden Seitensprossen, auch die des übergeneigten, und von da an mit angedrückten Blättern versehenen Endes der Hauptachse, entspringen ausnahmslos in den Achseln der seitlich stehenden, der Länge nach zusammen gefalteten Blätter, so dass alle Auszweigungen eines Seitenasts in derselben Ebene liegen. — Ganz ähnlich gestaltet sich die Auszweigung der Seitenachsen von Fichten und Tannen auf den späteren Alterszuständen derselben.

Mehrere Cupressineen ändern die an den vertical gerichteten embryonalen Achsen dreigliedrig decussirte Blattstellung an den gegen den Horizont geneigten in eine zweigliedrig decussirte. Diese Modification der Stellung des Blätter ist von einer Aenderung ihrer Gestalt begleitet, welche der bei Biota orientalis eintretenden entspricht.

Die Blätter der embryonalen Achse von Sämlingen der Thuja gigantea Nutt. stehen in dreigliedrigen, alternirenden Wirteln. Sie sind lang, linear, vom Stämmchen in offenen Winkeln abstehend. Solange die erste Achse senkrecht aufwärts wächst, bildet sie Blätter nur solcher Stellung und Form. Die seitlichen Achsen tragen von Anfang an zweigliedrige alternirende Blattwirtel; die seitlich eingefügten Paare von Blättern sind von scharf zusammen gefalteter, die an der oberen und unteren Kante stehenden von platter Form, alle an den Zweig scharf angedrückt. Im zweiten Jahr der Pflanze neigt der Gipfel der Hauptachse sich seitlich über, und von da an ordnen sich die neu entstehenden Blätter derselben ebenfalls in zweigliedrige Decussation; auch nehmen sie die Formen derjenigen der Seitenachsen an. Der Uebergang von dreigliedrigen zu zweigliedrigen Wirteln ist ein plötzlicher; der von der linearen Gestalt der Blätter zur Schuppenform ein allmäliger. An mehr als hundert Sämlingen dieser Thuja sehe ich dies Zusammentreffen der Neigung der Achsen gegen den Horizont und der Aenderung der Blattform und -stellung streng eingehalten. — Samenpflanzen von Cupressus fastigiata verhalten sich ähnlich; nur behält das Ende der Hauptachse die verticale Richtung und die dreigliedrig decussirte Stellung sowie die lineare Gestalt und abstehende Richtung der Blätter bis ins vierte oder fünfte Jahr; auch werden die, stets zweigliedrig decussirten, Blätter der Seitenachsen bisweilen an einer oder der anderen der ersten, lateralen Sprossen in linearer Form und spreizend ausgebildet.

Juniperus phoenicea, J. virginiana, J. Sabina bilden an den Hauptachsen und den Nebenachsen niederer Ordnung, also an den von der Lothlinie am Mindesten abweichenden Zweigen, dreigliedrige alternirende Wirtel von den Stängeln abstehender Blätter aus, während die Zweige höherer Ordnung zweigliedrige alternirende Wirtel an den Stängel angedrückter Blätter bilden. Andre Arten der Gattung, wie Juniperus communis, J. macrocarpa, J. canadensis, J. drupacea bringen an allen Achsen, niedrigster wie höchster Ordnung, nur dreigliedrige Wirtel abstehender Blätter hervor. Juniperus virginiana treibt aus den Zweigen mit angedrückten Blättern häufig auch solche mit spreizend abstehenden, linearen Blättern in decussirten zweigliedrigen Wirteln und zwar sowohl an jungen Individuen, als an alten Bäumen. — Ein männlicher Juniperusbaum im Heidelberger botanischen Garten ist in der Mehrzahl seiner Zweige der Juniperus phoenicea gleich gestaltet; er treibt aber einzelne Zweige, auch solche

letzter Ordnung, deren abstehende, lange, in dreigliedrigen Wirteln stehende Blätter denen der Juniperus Oxycedrus gleichen. Einzelne Zweige sind an der Basis der J. Oxycedrus entsprechend beblättert, gegen die Spitze hin geht die Beblätterung ganz plötzlich in die der J. phoenicea über, und umgekehrt. Die nach Art der J. phoenicea gebildeten Zweige überwiegen jetzt im Verhältniss von etwa 80 : 1. In der Jugend der Pflanze scheint das Verhältniss das umgekehrte gewesen zu sein; ich schliesse dies aus dem Umstande, dass Bischoff vor etwa 15 Jahren den Strauch als Junip. Oxycedrus etikettiren liess. — Ein unter dem Namen Juniperus phoenicea von Booth und Söhnen in Hamburg erhaltener (monöcischer) Strauch in den Pflanzungen bei dem Heidelberger Schlosse entwickelt einzelne Auszweigungen, z. Th. in stark gegen den Horizont geneigter Richtung, die ebenfalls nach Art des J. Oxycedrus beblättert sind. Ganz ebenso verhalten sich vier als J. phoenicea etikettirte Sträuche im Schlossgarten zu Bieberich. Sind solche Wachholdersträuche Bastarde, in einer Handelsgärtnerei, vielleicht der genannten, etwa aus J. phoenicea ♀ und einer Art der Untergattung Oxycedrus ♂ entstanden, die in einzelnen Sprossen dem einen, in anderen dem zweitem der Aeltern vorwiegend ähneln? Oder bringt J. phoenicea bisweilen Sprossen hervor, die gegen die in Richtung der Lothlinie thätigen Kräfte in ähnlicher Weise unempfindlich sind, wie etwa die der J. communis? Ich halte das Erstere für das Wahrscheinlichere, um so mehr, als ich an zahlreichen, wildgewachsenen Herbarienexemplaren der J. phoenicea nur die, der Artendiagnose entsprechende Beblätterung finde.

Bei einer Anzahl dikotyledoner Pflanzen, deren senkrecht aufwärts wachsende Sprossen gerade- oder schrägdreizeilige Blattstellung besitzen, führt die Einwirkung der Schwerkraft dahin, dass an den, gegen den Horizont geneigten Sprossen der verticalen Achsen die Blattstellung zweizeilig wird. Sie zeigt dann in allen Fällen jene Hebung der beiden Blattzeilen, welche bei den zweizeilig beblätterten Laubhölzern überhaupt vorzukommen pflegt (S. 599).

Die Blätter aller aufrechten Achsen, der (embryonalen) Achse erster Ordnung der Sämlinge sowohl, als vertical wachsender sogenannter Stockausschläge oder Wasserschosse der Castanea vesca stehen nach der Divergenz von annähernd $^2/_5$, bei Corylus avellana nach $^1/_3$, und schon die Seitenknospen dieser Achsen zeigen zweizeilig geordnete Blätter (Fig. 185, 186). — Die Blätter der embryonalen Achsen der Sämlinge von Vitis vinifera stehen nach $^2/_5$ oder $^2/_7$, die Seitenknospen dieser im Längenwachsthum begränzten Achse sind zweizeilig beblättert [1]; ebenso ist es bei Ampelopsis hederacea. Uebereinstimmend mit der Castanea vesca stellen Platanus occidentalis, Diospyros Lotus, Magnolia Yulan, Magn. acuminata, Amelanchier vulga-

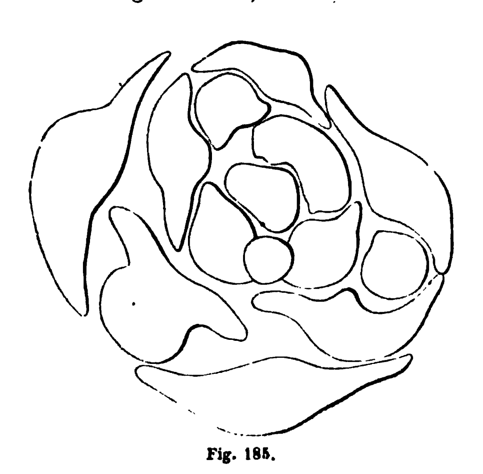

Fig. 185.

Fig. 185. Querdurchschnitt der (nicht geschlossenen) Endknospe eines senkrecht gewachsenen Stockausschlags von Castanea vesca, Ende Juni etwas oberhalb des Achsenscheitels genommen. Die Blätter stehen nach $^2/_5$.

1) A. Braun, Verjüngung, p. 49.

ris, Aristolochia Clematitis, Commersonia Fraseri, Andromeda spinulosa Pursh., Fothergilla tomentosa, Paliurus aculeatus, Tilia europaea, Phyllanthus cernuus Poir. und juglandifolius Willd.; Celastrus ilicifolius Schrad., Bossiaea alata (die junge Pflanze mit noch stielrunden Zweigen und ausgebildeten Blättern) die Blätter der lothrecht empor wachsenden Achsen nach der Divergenz $^2/_5$; an den von der Verticalen abgelenkten (oder im Knospenzustande abgelenkt gewesenen) Sprossen aber zweizeilig. Bei Aristolochia treten diese Aenderungen auch an unterirdischen, dem Lichte unzugänglichen Sprossen ein. Capparis spinosa stellt die Blätter an jenen Achsen nach der Div. $^1/_3$, an diesen zweizeilig.

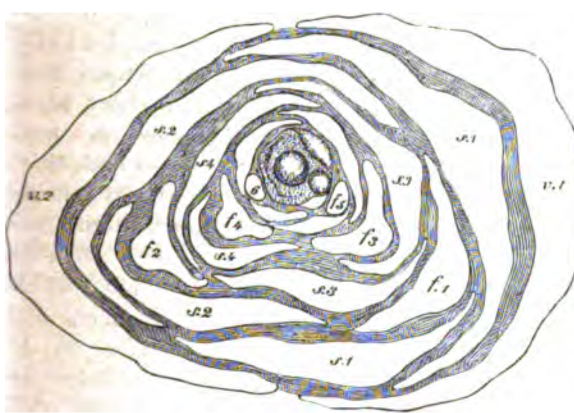


Fig. 186.

Wenn das wachsende Ende eines gegen den Horizont geneigten, zweizeilig beblätterten Zweiges von Corylus avellana, von Amelanchier vulgaris sich senkrecht aufrichtet, ordnen sich die von da ab neu gebildeten Blätter bei der ersteren Pflanze nach $^1/_3$, bei der zweiten nach $^2/_5$. — Alle Achsen der Alnus glauca, welche nur mässig, bis zu etwa 20°, von der Lothlinie divergiren, tragen senkrecht dreizeilig (bisweilen auch nach Div. $^2/_5$) gestellte Blätter. Absolut verticale Sprossenden bildet die Pflanze nicht. Die Enden auch der aufrechten sind etwas übergebogen. An allen dreizeilig beblätterten Sprossen tritt die gesteigerte Verdickung der oberen Stängelhälfte dadurch hervor, dass alle drei Blattreihen nach der unteren Zweigkante hin gerückt sind. Zweige, die nahezu wagrecht (in Winkeln von nicht über 30° mit der Ebene des Horizonts) wachsen, sind genau zweizeilig beblättert. Magnolia glauca ordnet die Blätter beinahe aller Sprossen nach der Div. $^2/_5$; nur an den horizontal gerichteten Knospen wird die Beblätterung zweizeilig.

Die bei Alnus glauca (auch bei Alnus glutinosa) vorkommenden Zwischenbildungen erklären den Hergang der Aenderung der Blattstellung. Jeder Seitenzweig der Erlen hebt mit einem einzigen Blatte, welches — wenn der Seitenzweig an einem verticalen Sprosse steht — seinen Rücken der Hauptachse, wenn er an einem geneigten Sprosse entspringt, seine Rückenfläche dem Zenith zuwendet, unter allen Umständen also aus der obersten Kante des Seitenzweiges hervor wächst. Dieses Blatt besitzt an sofort sich weiter entwickelnden Trieben eine vollkommen ausgebildete Lamina und zwei Stipulae, während an sich schliessenden Knospen Spreite und Stiel oft unentwickelt bleiben, so dass die beiden Stipulen schuppenförmigen Vorblättern ähnlich sehen. Es steht nie genau vertical; seine Medianebene divergirt von der Lothlinie ein wenig rechts oder

Fig. 186. Mittelgegend des Querdurchschnitts einer Seitenknospe dieses Sprosses, dicht über dem Scheitel der Knospenachse geführt. Die Blätter stehen in zwei, erheblich gehobenen Zeilen.

links. Die nächsten 2 Blätter der Nebenachse folgen auf das erste genau nach der Divergenz $^1/_3$. Aber schon das 4te Blatt steht an steil aufwärts gerichteten Knospen nicht genau vor dem ersten, sondern es erscheint, auf dem Querschnitt der Knospe, in welchem das 1te Blatt nach oben gerichtet ist, etwas herab gedrückt in Folge des gesteigerten Dickenwachsthums der oberen Längshälfte der Knospenachse, welches den Winkel der Medianebene des 4ten Blatts mit der Lothlinie weiter öffnet, als den Winkel zwischen der Lothlinie und dem ersten Blatte (Fig. 186). Jedes neue Blatt der nach Oben gewendeten Zeile ist in noch stärkerem Grade nach unten gerückt, da die Steigerung des Dickenwachsthums der oberen Zweighälfte in der obersten Längskante desselben am intensivsten ist. So wird, dafern das Sprossende sich nicht aufrichtet und seine Achse in die Lothlinie rückt, die obere Längsreihe mehr und mehr an diejenige der seitlichen Reihen genähert, nach welcher hin von Anfang an die Medianebene des 1ten Blatts von der Verticalen hinweg geneigt war. Es ist eine sehr häufige Erscheinung, dass an Zweigen der Alnus glauca, welche schräg aufwärts geradlinig wachsen, die am unteren Theile des Sprosses dreizeilige Stellung der Blätter nach einem oder zweien Umgängen des nach $^1/_3$ geordneten Stellungsverhältnisses in die zweizeilige übergeht. Steht die Knospenachse von vorn herein zur Lothlinie in einem weit geöffneten Winkel, so ist von Anfang an die Steigerung der Verdickung der oberen Längshälfte so bedeutend, dass schon das vierte Blatt über das zweite zu stehen kommt, dass zwei der Längszeilen zusammen fallen, und die Blattstellung genau zweizeilig wird. Der Querschnitt der Knospe eines solchen zweizeilig beblätterten Sprosses gleicht von da ab völlig dem einer Blattknospe von Ulmus (vergl. Fig. 152, S. 523). Richtet das Ende eines zweizeilig beblätterten Zweiges der Alnus glauca durch geocentrische Aufwärtskrümmung sich steil empor, so ordnen sich die von da ab neu gebildeten Blätter dreizeilig. Man wird unter den Zweigen eines stärkeren Astes niemals vergeblich nach so beschaffnen suchen.

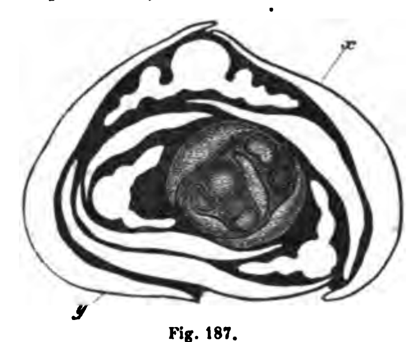


Fig. 187.

Ein lateraler Zweig einer schraubenlinig beblätterten Achse, der mit einem Paare von in Bezug auf die Lothlinie seitlich eingefügten Blättern anhebt, wird nur dann sein drittes Blatt nach einer kleineren Div. als $^1/_2$ zum zweiten Blatte stellen, wenn die Steigerung der Verdickung der oberen Stängelhälfte nicht so zeitig eintritt und nicht so beträchtlich ist, um das dritte Blatt während seiner Anlegung schon dem zweiten gegenüber zu rücken. Erfolgt aber diese Verrückung. und wächst das dritte Blatt an beiden Rändern seines Grundes ziemlich gleichmässig, oder am unteren stärker in die Breite, so wird die Blattstellung dauernd zweizeilig. Denn auch das vierte Blatt wird, wenn auch (beeinflusst durch die stärkere Verbreiterung des unteren Randes der Basis des 3ten Blattes) etwas über der Seitenkante des Zweiges angelegt, doch auf diese Seitenkante gerückt werden,

Fig. 187. Querdurchschnitt einer dreizeilig beblätterten Seitenknospe der Alnus glauca

wenn die Förderung des Dickenwachsthums der oberen Stammhälfte noch oberhalb der Einfügung des jeweilig jüngsten Blattes sich energisch einstellt. So erklärt sich die Zweizeiligkeit der Blätter aller Seitensprossen verticaler Zweige von Castanea und Corylus u. s. w. Es folgt aus diesem allen die Wahrscheinlichkeit, dass Pflanzen, die überhaupt eine im frühesten Knospenzustande eintretende Verdickung der oberen Längshälfte des Stängels von der Verticalen abgelenkter Sprossen zeigen, an ihren genau vertical gerichteten Sprossen die Blätter in schraubenliniger Aufeinanderfolge anlegen werden. Soweit die Beobachtung reicht, ist dies denn auch durchgehends der Fall. Gewächse, welche bei Vorhandensein jener Förderung an keinem vegetativen Sprosse eine andere Ordnung der Blätter zeigen, als die zweizeilige, bilden überhaupt keine Knospe in genau verticaler Stellung der Achse derselben aus. Schon das wachsende Ende der embryonalen Achse der keimenden Pflanze von Fagus sylvatica ist übergeneigt; die Enden aller, auch der im unteren Theile lothrecht stehenden Sprossen von Fagus, Ulmus, Begonia hängen über.

Rhamnus catharticus, eine der Pflanzen, deren zweigliedrig decussirte Blattstellung in der S. 590 besprochenen Weise durch die Schwerkraft beeinflusst wird, bildet zwar an den meisten verticalen Sprossen die Blätter in gekreuzten zweigliedrigen Wirteln, nur dass die — bei dieser Pflanze besonders beträchtliche — Ungleichzeitigkeit der Anlegung der zwei Blätter eines Wirtels in dem weiten, oft 5 CM. betragenden Auseinanderrücken derselben durch die letzte Längsstreckung der Achse fast regelmässig hervortritt. Dabei wird auch deutlich, dass nicht immer das erste Blatt jedes Paares an der nämlichen Längshälfte des Stängels steht. Mit dem Eintritt der verticalen Richtung der Knospe hat der dieses bestimmende Einfluss der Schwerkraft aufhört. Die Linie, welche die tiefer stehenden Blätter der Paare verbindet, steigt streckenweis zickzackartig empor, stellenweis umkreiset sie den Stängel als Schraubenlinie. An besonders starken Stocklohden und Wasserschossen geht die Blattstellung nach oben hin in die nach der Divergenz $^2/_5$ über. Die Seitenknospen dieser Theile der Sprossen zeigen zweigliedrig decussirte Stellung der Blätter; das erste Blattpaar steht rechts und links von der Medianebene; die Medianebenen des zweiten divergiren von der Lothlinie, da das erste, unterste Blatt dieses Paares über der, nicht median nach vorn stehenden Lücke der unteren Ränder der ungleichzeitig gebildeten und ungleich verbreiterten Blätter des ersten Paares hervortritt.

Das umgekehrte Verhältniss bietet Hedera Helix. Ihre sterilen Sprossen sind der selbstständigen Aufrichtung nicht fähig. Die in Blätterbildung begriffenen Achsenenden sind selbst dann (gegen die Seite intensivster Beleuchtung) übergeneigt, wenn Zweige an einer senkrechten Mauer oder Felswand vertical empor klettern. Die Blätter aller solcher Sprossen stehen zweizeilig; rechts und links von einer durch die Stängelachse gelegten Verticalebene. Wenn die Pflanze sich zum Blühen anschickt, und Blätter hervorbringt, welche durch nicht gelappte Form gekennzeichnet sind, erhalten die neu sich entwickelnden Sprossen die Fähigkeit sich straff aufzurichten; und damit ändert sich die Divergenz der Blätter. Sie folgen einander fortan nach der Div. $^3/_8$.

Dass die Schwerkraft es ist, deren Einwirkung die zweizeilige Stellung der Blätter an den, von der Lothlinie abgelenkten Zweigen der schraubenlinig beblätterten verticalen Sprossen der Castanea u. s. w. herbeiführt, geht für Castanea,

Corylus aus dem oben (S. 500) mitgetheilten Versuche mit keimenden Samen hervor, welche in rascher Rotation um eine verticale Achse bei rein seitlicher Beleuchtung sich entwickelten. Der in bestimmter Richtung thätige Einfluss des Lichts war bei diesem Versuche durch die fortwährende Aenderung der Stellungen der Objecte zur Lichtquelle eliminirt, die Schwerkraft war durch die Centrifugalkraft grossentheils ersetzt. Die in Richtung des Rotationsradius, nach der Drehungsachse hin sich entwickelnden Stämmchen der Keimpflanzen behielten die fünfzeilige Blattstellung bei; die über den Insertionen ihrer Blätter in Richtungen, welche von der des Rotationsradius divergirten, angelegten Seitenknospen erhielten zweizeilige Stellung der Blätter. — Die Unabhängigkeit der Erscheinung vom Lichte ergiebt sich aus ihrem Vorkommen an unterirdischen Sprossen der Aristolochia Clematitis.

Noch augenfälliger ist ein analoges Verhalten zur Lothlinie einiger der Gewächse mit blattähnlich ausgebildeten Seitenzweigen. Ihre aufrechten oder nur schwach gegen den Horizont geneigten Achsen niederer Ordnung sind von isodiametrischem Querschnitte. Die stärker gegen den Horizont geneigten Achsen werden stark verbreitert; sie verdicken sich ganz vorzugsweise nur in einer Richtung an zwei einander gegenüberliegenden Kanten. Die Verbreiterung erfolgt meist in der Art, dass die eine Fläche dem Zenith zugekehrt wird, so bei Cereus phyllanthoïdes Del., Xylophylla, Phyllocladus; seltener in einer Verticalebene; so bei Opuntia brasiliensis Haw. Mit der Aenderung der Form des Querschnitts ist in allen diesen Fällen, den letzten ausgenommen, die Aenderung der Blattstellung aus der gerade oder schräg-dreizeiligen in die zweizeilige verbunden.

Cereus phyllanthoïdes Del. hat mit dreizeiligen Stachelbüscheln besetzte, auf dem Querschnitt gleichseitig dreieckige verticale Achsen, deren seitliche Zweige platt, zweischneidig, auf dem Querschnitt von Form eines sehr stumpfwinkligen gleichschenkligen Dreiecks mit nach oben gekehrtem Scheitelwinkel, oder noch häufiger von der eines von zwei sehr flachen, mit der Concavität einander zugewendeten Kreisbögen begränzten Raumes sind. Die erstere Form bewahrt die dreizeilige, die zweite erhält zweizeilige Stellung der Stachelbüschel; die Reihen sind den Kanten der Zweige eingefügt. Wird ein solcher platter Zweig als Steckling verwendet, so entwickelt sich eine seiner Seitenknospen oder seine Endknospe vertical aufwärts als gleichseitig dreikantiges Prisma. — An den embryonalen und den verticalen oder nahezu verticalen, relativen Hauptachsen der Xylophylla angustifolia Sw., falcata Ait. stehen die verkümmernden schuppenförmigen Blätter nach der Divergenz $^2/_5$. Die Seitenachsen, welche aus den Achseln dieser Blätter entspringen, tragen zweizeilig gestellte ähnliche Blätter. Diese Seitenachsen nehmen schon bei der ersten Anlegung eine von vorn und hinten (oben und unten) her abgeplattete Form an, und verdicken sich grösstentheils weiterhin noch ganz vorzugsweise in der Richtung des grössten Durchmessers ihres Querschnitts. Sie entwickeln sich so zu den blattähnlichen Zweigen, unter welchen diejenigen dritter und höherer Ordnungen an den Seitenrändern blattachselständige Blüthen tragen. Einzelne aber, welche schon während ihrer ersten Verlängerung mit der Hauptachse einen weit spitzeren Winkel bilden, deren Richtung mehr der senkrechten sich nähert, verbreitern sich weit minder stark. Sie werden zu der Hauptachse ähnlichen Zweigen, deren Enden nach völliger Aufrichtung stielrund werden, und deren basilare, ursprünglich abgeplattete Stücke durch die an der Vorder- und Hinterseite vorzugsweise starke Holzbildung zu Cylindern sich runden. — Bei Phyllocladus trichomanoïdes Don. ist die Hauptachse auf dem Querschnitt isodiametrisch (stumpf fünfeckig). Ihre von schuppenförmigen Blättern gestützten Seitenachsen werden in schmal bandartiger Form (Verbreiterung tangental zur Hauptachse) ausgebildet. Sie tragen an den Kanten zweizeilige Schuppenblätter, aus deren Achseln völlig blattähnliche Zweige dritter Ordnung entspringen. Auch die Enden der Achsen zweiter Ordnung bilden sich bisweilen zu

blattähnlichen Verbreiterungen aus; damit ist dem Weiterwachsthum der Achse eine Gränze gesetzt. Oefter aber krümmt sich gegen Anfang der zweiten Vegetationsperiode die im Knospenzustand befindliche Spitze der Achse zweiter Ordnung aufwärts (analog den austreibenden Knospen der Kiefern, nur nicht so bedeutend); dabei wird ihr Querschnitt isodiametrisch, die Stellung ihrer Blätter fünfzeilig, und fortan verhält sie sich in allen Stücken der Hauptachse ähnlich: sie bringt Achsen dritter Ordnung hervor, welche dem in der ersten Vegetationsperiode gebildeten basilaren Stücke der Achse zweiter Ordnung gleichen. Auch die Enden dieser Achsen dritter Ordnung können zu relativen Hauptachsen sich ausbilden, und so fort[1]).

Die lateralen Sprossen der verticalen, isodiametrischen, stumpf fünfkantigen Achsen der Opuntia brasiliensis Haw. treten als Protuberanzen von Form von Kugelabschnitten über die Fläche der Hauptachse hervor; aber schon im ersten Beginne der Längsentwickelung werden sie von den Seiten her abgeplattet, indem sie ganz vorzugsweise an der nach unten gewendeten Kante in die Breite wachsen. Die Abplattung ist bereits vollständig zur Zeit der Differenzirung der Gefässbündel vom Parenchym; von der Basis nach der Spitze der Seitenachsen nimmt die Abplattung erheblich zu. Auch alle anderen auf diesen Punkt untersuchten Opuntien stellen die breiten Flächen ihrer abgeplatteten Stängel ursprünglich senkrecht; doch wird dieses Verhältniss weiterhin bisweilen durch Beugungen der dünnen Basilarstücke der platten Achsen geändert.

Die Richtung dieser verticalen Abplattung stimmt im Allgemeinen überein mit der geförderten Verdickung hyponastischer Zweige (S. 605), ; nur dass sie nicht durch Steigerung des Wachsthums des holzbildenden Cambium der unteren Zweigseite, sondern durch vorwiegende Verbreiterung der unteren Kante der noch im Zustande des Vegetationspunkts befindlichen Zweigknospe bewirkt wird. Die transversale Abplattung der Seitenzweige von Cereus phyllanthoïdes, der Xylophyllen u. s. w. dagegen findet kein Analogon in den übrigen durch das Verhältniss zur Lothlinie bedingten Förderungen des Wachsthums von Achsengebilden; sie erinnert an die (freilich in jedem Lagenverhältniss zum Horizont eintretende) Bevorzugung des transversalen Wachsthums der Spreiten der meisten Blätter.

Die Entstehungsfolge der Blätter vieler stark gegen den Horizont geneigter Achsen mit schraubenliniger Blattstellung wird durch eine in Richtung der Lothlinie thätige Kraft beeinflusst. Die auffallendste und verbreitetste der in dieses Gebiet gehörigen Erscheinungen ist die Gegenwendigkeit (Antidromie) des Grundwendels der Blätter der nach rechts und links von einem wagrechten oder stark von der Verticalen divergirenden Aste abgehenden Zweige. Sehr viele Auszweigungssysteme zeigen an den Nebenachsen, welche in Richtungen sich entwickeln, die von einer längs durch die geneigte Hauptachse gelegten Verticalebene nach der einen Seite, z. B. nach rechts abgelenkt sind, rechtsumläufige Grundwendel der Blattstellung, an den Seitenzweigen, die von jener Ebene nach links abgehen, linksumläufige, oder umgekehrt. In weitester Ausdehnung zeigt sich diese Erscheinung an den trimeren Blüthen von Monokotyledonen, den pentameren von Dikotyledonen, deren Inflorescenzen als Dichasien ausgebildet sind. Die Spirale der Entstehungsfolge der Perigonial- oder Kelchblätter der Blüthen, mit denen die nach rechts von den Achsen nächstniederer Ordnung abgehenden

[1]) Die Verbreiterung der Stängel mancher Leguminosen zu bandähnlichen Gebilden (Bossiaea, Carmichaelia, Acacia longifolia z. B.) erfolgt auch bei verticaler Stellung dieser Stängel; aber stets in einer zur Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrechten Ebene; sie ist durch den Einfluss des Lichts bedingt (vergl. § 24). Die platten Achsen zweiter und höherer Ordnung der Arten von Ruscus werden unterirdisch, unter Lichtausschluss, und in nahezu oder völlig verticaler Stellung ausgebildet: sie sind weder von der Gravitation noch vom Licht in ihrer Verbreiterung beeinflusst.

Zweige endigen, ist rechtsumläufig; die der entgegengesetzt abgehenden linksumläufig. Alle rechts stehenden seitlichen Blüthen sind unter sich homodrom, und den links stehenden antidrom, und umgekehrt. Die seitlichen Einzelblüthen eines als Schraubel ausgebildeten Blüthenstandes sind unter sich sammt und sonders homodrom; die eines Wickels von Blüthe zu Blüthe wechselnd antidrom; in den rechts abgehenden Seitenblüthen rechtswendig, in den links abgehenden linkswendig.

Die Homodromie der in Schraubeln stehenden Blüthen, die von Blüthe zu Blüthe eintretende Antidromie der in Wickel geordneten Blüthen ist von so durchgreifendem Vorkommen, dass sie ein sicheres Hülfsmittel darbietet, die Natur eines dichtgedrängten, zweifelhaften Blüthenstands zu bestimmen. Ein wesentliches Attribut der als Wickel oder als Schraubeln ausgebildeten Auszweigungssysteme ist sie aber nicht, wie schon aus dem Umstande sich ergiebt, dass in allen Auszweigungen einblättrige, sowie blattlose Wickel, und blattlose Schraubeln existiren. Die männlichen Partialinflorescenzen der Euphorbien sind Wickel, deren Achsen jede nur ein einziges Blatt, ein Staubblatt, tragen. Die Zoosporangienstände der Peronosporen verzweigen sich als Wickel; die Sporangienstände mancher Ascophoren als Schraubeln. Es ist somit unzulässig, die Homodromie der in Schraubeln stehenden Blüthen, die Antidromie der in Wickeln stehenden in die Definition der betreffenden Auszweigungsformen aufzunehmen [1]). — Wenn bisher auch die Erfahrung ohne Ausnahme lehrte, dass bei Blüthenständen jene Beziehungen der seitlichen Stellung zur Wendung der Kelchspirale bestehen, so ist es doch wohl denkbar, dass künftig Pflanzen aufgefunden werden, bei denen dieselben nicht vorhanden sind.

Aehnliche Beziehungen der Richtung des Grundwendels der Blattstellung seitlicher Abzweigungen gegen den Horizont geneigter Achsen zu den durch diese Achsen gelegten Verticalebenen bestehen auch bei vielen vegetativen Sprossen. Auch bei den Eichen (Quercus Robur) [2]), der Prunus cerasifera, dem Vaccinium Oxycoccos, den Jungermannieen mit dreizeilig beblätterten Stängeln sind die, von horizontalen oder fast horizontalen Aesten nach rechts abgehenden Zweige ganz in der Regel von rechtsumläufigem Grundwendel der Blattstellung, die nach links abgehenden von linksumläufigem. Bei den meisten darauf untersuchten Pflanzen sind diese Verhältnisse weniger beständig; bei manchen (bei Prunus spinosa z. B.) kommen an einem und demselben Pflanzenindividuum Aeste vor, deren nach links abgehende Zweige linkswendig, deren nach rechts abgehende Zweige rechtswendig sind, und solche, bei denen dies sich umgekehrt verhält.

Nach der, S. 485 ff. gegebenen Darlegung ist es selbstverständlich, dass im Laufe des Entwickelungsganges von lateralen Sprossen, deren Blattstellung unabänderlich derartige Beziehungen zur Lothlinie zeigt, im Moment des Eintritts der schraubenlinigen Stellung der Blätter die in Richtung der Lothlinie thätigen Kräfte diejenige Beeinflussung der Stellung der Ursprungsorte neuer Blätter überwiegen müssen, welche durch das Maass der Verbreiterung der Basen bereits vorhandener Blätter der seitlichen Sprossen, oder durch die ungleichmässige Verbreiterung der Seitenränder der Einfügungsstreifen eines Stützblatts geübt wird. Dasjenige Blatt, mit welchem die schraubenlinige Stellung anhebt, kann noch durch jene Beeinflussungen seine Stellung angewiesen erhalten; die Entstehungsorte des

1) Wie dies durch Schimper und Wydler geschah.

2) Diese Beziehung der Antidromie der Seitenzweige geneigter Aeste der Eichen zur Lothlinie wurde durch Möhl aufgefunden: morphol. Unters. üb. die Eiche, Cassel 1862, p. 20.

zweiten und dritten Blattes der schraubenlinigen Stellung aber müssen lediglich in Beziehung auf die Lothlinie orientirt sein. Es lässt sich erwarten, dass in den Einzelnheiten dieser Vorgänge eine ziemliche Mannichfaltigkeit bestehen wird; die (bisher auf eine nur mässige Zahl von Fällen beschränkt gewesene) Untersuchung hat dies bestätigt.

Die Antidromie opponirter Seitenzweige geneigter Achsen ist nur ein specieller Fall einer noch weiter verbreiteten Erscheinung: der Erscheinung nämlich, dass an von der Lothlinie abgelenkten Achsen, an denen schraubenlinige Stellung von Blättern eintritt, welche ihre Basen bis zur Entstehungszeit des nächstjüngeren Blattes auf weniger als die Hälfte des Achsenumfangs verbreitern, — dass an solchen Achsen die Richtung des Grundwendels vom ersten zu dem schraubenlinigen Stellungsverhältnisse gehörigen Blatte aus nach oben geht. Er hebt in gegen den Zenith aufsteigender Richtung an. Die neue Wachsthumsrichtung, welche nach Anlegung des ersten Blattes ein zweites bildet, kommt an einer Kante des Stängels zum Vorschein, welche höher über dem Horizonte liegt, als die Insertion der Mediane des ersten Blattes in die Achse, oder welche doch um einen kleineren, gegen den Zenith convexen, als gegen ihn concaven Bogen des Achsenumfangs von jener Insertion entfernt ist.

An den seitlichen Achsen von Jungermannieen mit kriechenden Stämmchen treten diese Erscheinungen in völliger Reinheit hervor. Bei Lepidozia reptans z. B. hebt die Blattbildung der Seitenachsen an der zenithwärts gekehrten Stängelhälfte mit einem Blatte der nach dem hinteren Ende der Hauptachse gewendeten Längsreihe grösserer Blätter (Oberblätter) an, auf welches ein zweites Oberblatt folgt. Nach diesem wird das erste Unterblatt angelegt. So sind die Blätter aller (von Oben gesehen) nach rechts abgehenden Seitenachsen in rechtswendige, die der nach links abgehenden in linkswendige Grundwendel geordnet. Besonders anschaulich ist das Aufsteigen der Grundwendel der Blätter aller Auszweigungen an jüngeren Pflanzen der Frullania dilatata, welche an der Rinde senkrechter Buchenstämme, dieser dicht angedrückt, wachsen. An (von Oben gesehen) von der Lothlinie nach aufwärts und links divergirenden Sprossen ist er linkswendig; an nach aufwärts und rechts divergirenden rechtswendig; an abwärts nach rechts hin geneigt wachsenden Sprossen ist er linkswendig, an solchen nach links hin gerichteten rechtswendig. Die Seitenzweige eines und desselben Asts sind auch hier meist zu einander antidrom; wo aber Seitenzweige in spitzen Winkeln von einem um beiläufig 45° gegen den Horizont geneigten Ast abgehen, wo also die jeder Astseite in gleichem Sinne von der Lothlinie divergiren, sind sie homodrom, sind die Grundwendel ihrer Blattstellung gleichsinnig. — Die drei Blätter des äussersten Perigonkreises der seitlichen Blüthen monokotyledoner Gewächse vom Typus der Liliaceen, welche keine Vorblätter besitzen, entstehen in einer Reihenfolge, welche zwischen dem ersten, schief nach hinten und oben gestellten, und dem zweiten, ebenfalls schief nach hinten gestellten Blatte einen gegen den Zenith convexen Bogen des Umfangs der Blüthenachse lässt, so z. B. Orchideen. Bei den fünf- oder dreigliedrigen seitlichen Blüthen der meisten der darauf untersuchten Dikotyledonen, und auch bei den Laubzweigen mancher solcher, deren gegen den Horizont geneigte Achsen ihre Blätter in schraubenliniger Aufeinanderfolge[1]), nach Divergenzen ordnen, die kleiner sind, als die Hälfte des Stammumfangs, besteht ein etwas anderes Verhältniss. Der schraubenlinigen Stellung gehen zwei opponirte, oder nach einer Kante der geneigten Knospenachse, der oberen oder der unteren hin, geschobene Vorblätter voraus. Die erste Anlegung dieser Vorblätter erfolgt bei Seitenknospen aufrechter oder aufstrebender Sprossen meistens etwas nach Oben hin gerückt, so dass die Medianebenen derselben sich unter einem gegen den Zenith geöff-

1) Die Blüthen der Leguminosen fallen somit nicht unter die oben ausgesprochene Regel, da deren Blattgebilde nicht in schraubenliniger Succession entstehen.

neten stumpfen Winkel schneiden; ein Verhältniss, das zwar in vielen Fällen weiterhin durch die stärkere Verdickung der oberen Seitenachsenhälfte verdeckt wird, im Anfange aber sehr allgemein besteht. Sie lassen an der von der Hauptachse hinweg (nach unten gewendeten Längshälfte der Knospenachse die weitere Lücke zwischen ihren Rändern; eine Lücke, deren Mittelpunkt median oder seitlich nach vorn zu liegen kommt. Wo die zwei Vorblätter genau seitlich, einander opponirt angelegt werden, oder wo sie auf die vordere, der Hauptachse abgewendete Hälfte der Seitenknospe gerückt sind, bleibt in Folge ungleicher Verbreiterung der Seitenränder der Vorblätter) ebenfalls die auf der Vorderfläche der Knospenachse gelegene Lücke zwischen den Basen der Vorblätter die weitere. Ueber der Mitte dieser Lücke zwischen den Rändern der (zu dieser Zeit noch schmalen, bei Quercus Robur z. B. jetzt kaum 1/3 der Knospenachse umfassenden) Vorblätter erhebt sich das erste, dem schraubenlinigen Stellungsverhältnisse angehörige Blatt. Es steht gemeinhin schräg nach unten oder aussen, seitlich von der Mediane des Zweiges (Fig. 188), seltener genau median nach unten und vorn (Fig. 189). Diese Verhältnisse bestehen in der frühen Jugend der Seitenachsen auch bei solchen Gewächsen, welche weiterhin durch beträchtliche Streckung des Stängelstücks zwischen den nicht genau gleichhoch entstandenen Vorblättern diese weit auseinanderrücken, z. B. bei den europäischen Euphorbien. Die Richtung des Grundwendels des schraubenlinigen Stellungsverhältnisses ist in allen diesen Fällen vom ersten, auf die Vorblätter folgenden Blatte desselben an aufsteigend: so z. B. bei seitlichen Laubachsen von Campanula, Quercus, bei lateralen pentameren Blüthen mit zwei Vorblättern und spiraliger Entstehungsfolge ganz allgemein (sehr anschauliche Beispiele sind Bartonia, Collinsia, Rosa), auch bei denen mit sogenannter »Vornumläufigkeit der Kelchspirale« [1]) — d. h. mit median nach vorn stehendem einen (ersten, keineswegs zweiten) Kelchblatt, wie Campanulaceen, Lobeliaceen (Fig. 189, 190).

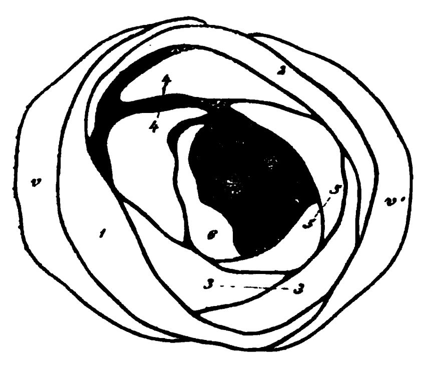


Fig. 188.

Seitenachsen, die ein einzeln stehendes erstes Blatt bilden, beginnen häufig schon mit dem zweiten Blatte die schraubenlinige Stellung. So die steiler aufgerichteten Seitenzweige verticaler Sprossen von Erlen. Das erste Blatt der Seitenachse steht median nach hinten, an der oberen Kante der Achse; dem Stützblatt gegenüber. Es verbreitert seine Einfügung in den

Fig. 188. Querdurchschnitt, dicht über dem Knospenscheitel geführt, der noch jungen Seitenknospe eines 10 CM. langen Frühjahrtriebs von Quercus Robur, Anfang Mai's genommen. Die Knospe stand an dem, gegen den Horizont geneigten Zweige schräg (von oben gesehen rechts) nach unten. *v* ist das erste, *v'* das zweite Vorblatt; die Medianebenen dieser Vorblätter schneiden sich an Seitenknospen, die noch keine andern Blätter besitzen, unter einem gegen die Hauptachse offenen Winkel von etwa 170°. Weiterhin, auf dem vorliegenden Entwickelungszustande, erscheinen sie senkrecht zur Medianebene der Knospe; noch später nach unten gerichtet; dies in Folge der Behinderung des Breitenwachsthums der Vorblätter nach der Achse hin durch die enge Einpressung der Knospenbasis an der Hauptachse. 1 und 2 sind die ersten schraubenlinig gestellten Blätter; beide unterhalb der Sonderung der Stipeln durchschnitten; 3—3, 4—4, 5—5 sind die Stipelnpaare der nächstfolgenden Blätter (deren mediane Theile ganz kurz geblieben sind); 6 ist die unterhalb der Trennung der Stipeln vom medianen Theile durch den Schnitt getroffene Basis des drittjüngsten Blatts; 7 die Anlage des zweitjüngsten Blattes, oberhalb dessen Scheitel der Schnitt hinweg ging.

1) Wydler, in Flora 1852, p. 300.

Stängel bis zur Entstehung des nächstjüngeren Blattes auf mehr als die Hälfte des Stängelumfangs. Die eine Stipula wächst stärker in die Breite, als die andere; die Lücke zwischen

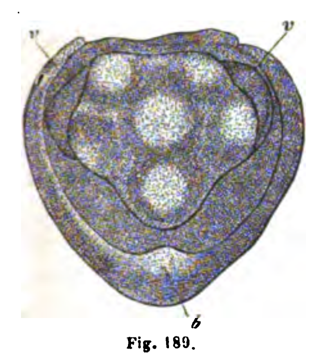


Fig. 189.

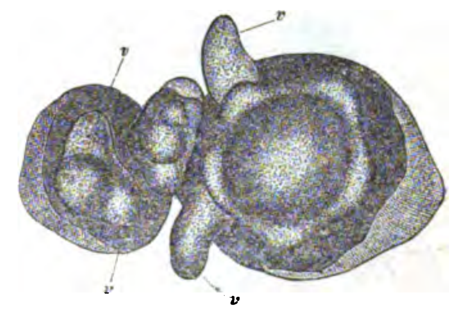


Fig. 190.

beiden wird schräg nach vorn und unten gerückt. Ueber ihrer Mitte erhebt sich das zweite Blatt der Seitenachse. Das Hervorwachsen des dritten und vierten Blattes aus der Achse folgt sehr rasch auf das des zweiten; die drei theilen sich in den Umfang der Knospenachse, und damit ist die Blattstellung nach der Divergenz $^1/_3$ begonnen, deren Grundwendel nothwendig in der Richtung aufwärts anhebt. Ganz ähnliche Verhältnisse bestehen für die lateralen trimeren Blüthen von Monokotyledonen, deren der Blüthe vorausgehendes einziges oder letztes Vorblatt an der oberen Längshälfte der Blüthenachse steht; möge dieses Blatt median nach hinten stehen, wie z. B. bei Gladiolus, Iris, oder schief nach hinten und oben, wie bei Lilium (Fig. 141, S. 506). — Die Inflorescenzen der Borragineen, Hydrophylleen, Heliotropeen sind Wickel, deren zweite und folgende Achsen vor der Blüthe ein einziges Vorblatt bilden. Es entsteht von dem Stützblatt um $^1/_4$ des Umfangs seiner Achse entfernt: auch diese Blüthen besitzen die an den Laubzweigen der nämlichen Gewächse vorhandene Eigenschaft, die Blattbildung der Seitenachsen mit einem Paare gegenständiger Blätter zu beginnen. Bei der dicht gedrängten Stellung der rasch nach einander sich entwickelnden Seitenachsen hat aber das eine, der zweitälteren Seitenachse zugewendete Blatt dieses Paares absolut keinen Raum zur Entwickelung, die somit unterbleibt. Das erste Kelchblatt jeder Blüthe entsteht dem einzigen Vorblatt gegenüber; das zweite und dritte treten nach den ersten in rascher Folge über die Aussenfläche der Blüthenachse hervor; die drei theilen sich in deren Umfang, den ersten Umgang eines Stellungsverhältnisses nach der Div. $^2/_5$ bildend, auf welchen das 4te und 5te Kelchblatt als zweiter solcher Umgang folgen (Fig. 191). So lange ein derartiger Wickel sein sich verlängerndes Ende schräg nach oben richtet — und in solcher Stellung beginnt regelmässig die Ausbildung desselben — ist die Ursprungsstelle des zweiten Kelchblatts höher an der Blüthenachse belegen, als die des ersten: übereinstimmend mit den zuvor erörterten Fällen sind die Kelchspiralen der nach rechts abgehenden Blüthen des Wickels rechtswendig, diejenigen der nach links abgehenden linkswendig. Ist eine Anzahl von consecutiven Blüthenknospen in solcher Weise angelegt, so lässt die Einpressung jeder neuen Blüthenachse zwischen ihrem Stützblatt und der in der Achsel ihres Vorblatts stehenden, rasch sich entwickelnden Seitenachse, durch welche sie aus der Medianebene des Stützblatts heraus gedrängt

Fig. 189. Scheitelansicht einer sehr jungen lateralen Blüthenknospe der Campanula bononiensis, gleich nach Anlegung der Kelchblätter. *v*, *v* Vorblätter, *b* Stützblatt. Das median nach vorn stehende Kelchblatt kennzeichnet sich durch beträchtlichste Grösse als das erstentstandene.

Fig. 190. Scheitelansicht des Gipfels einer Inflorescenz der Lobelia bicolor, an welcher 4 Blüthenknospen angelegt sind. Die älteste hat eben die 5 Kelchblätter angelegt; unter diesen ist das median nach vorn stehende das grösste, älteste. *v*, *v* Vorblätter dieser und der nächstjüngeren Blüthenachse. Die beiden jüngsten Seitenachsen sind zur Zeit noch blattlos.

wird, gar keinen anderen Raum für die Entwickelung der ersten drei Kelchblätter, als nach den Richtungen hin, welche bei der Anlegung der zweiten und dritten Blüthe des Wickels in Bezug auf die nächstbenachbarten Blüthen eingehalten wurden. Die Wendung der Kelchspiralen bleibt die gleiche, auch von dem Zeitpunkte an, wo das wachsende Ende des Wickels schräg abwärts sich richtet, sich einzurollen beginnt; und erhält sich constant bis zum Ende der Blüthenbildung.

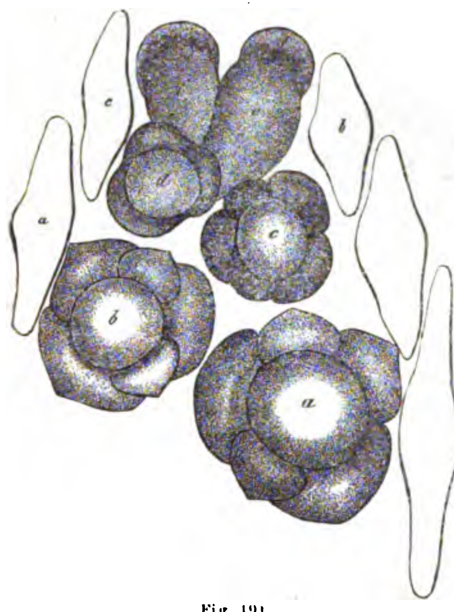


Fig. 191.

Unter den Dikotyledonen, deren Seitenachsen einen zweigliedrigen Wirtel von Vorblättern bilden, giebt es solche, die an den gegen den Horizont geneigten Zweigen die schraubenlinige Stellung der Blätter erst mit dem vierten Blatte beginnen. So verhalten sich die Weiden. Die beiden Vorblätter entstehen nicht völlig gleichzeitig, aber ziemlich gleichhoch; und verwachsen frühe. An derjenigen Seitenkante der Knospenachse, welche von der Stipula des Stützblatts minder fest an die Hauptachse angepresst wird, erscheint zuerst eines der Vorblätter. Diese Seite ist nicht constant die rechte oder die linke der Knospe, sondern gemeinhin die untere, dem Zenith abgekehrte; die Stipulen sind in ihrem Wachsthum nach oben gefördert (S. 586). Das dritte Blatt der Seitenachse steht bei Salix fragilis genau median, nach der Hauptachse zu; bei Salix caprea ist es gemeinhin von der Medianebene etwas zur Seite gerückt (Fig. 192). Es verbreitert seine Basis vor Hervorsprossen des vierten Blattes ungleichmässig auf mehr als die Hälfte des Stängelumfangs, und bestimmt so, analog dem ersten Blatte dreizeilig beblätterter Seitenachsen von Alnus, den Entstehungsort desjenigen Blattes, mit welchem die schraubenlinige Stellung in aufsteigender Richtung anhebt.

Bei den meisten Dikotyledonen ist die Beeinflussung der Richtung des Blattstellung-Grundwendels durch in Richtung der Lothlinie wirkende Kräfte eine weit minder vollständige. Die Seitenzweige horizontaler oder schräg aufgerichteter Aeste halten häufig eine Blattstellung ein, welche derjenigen des Astes gleichwendig ist. Aber es giebt schwerlich eine Pflanze, welche ausnahmslos, an allen Achsen, die gleiche Wendung des Grundwendels der Blattstellung zeigte, wie dies

Fig. 191. Endstück eines Wickels des Echium violaceum, die sechst- und fünftjüngste Blüthenknospe in Scheitelansicht. Die Blüthen und die Vorblätter ihrer Achsen sind mit den gleichen Buchstaben *a a*, *b b* u. s. w. bezeichnet. An der Blüthe *d* sind erst 3 Kelchblätter, an der *e* noch keines derselben gebildet; die Achse *f* ist noch ohne Seitenachse. — Dies hier dargestellte Ende der spiralig eingerollten Inflorescenz war aufwärts gewendet. Die Wendung der Kelchspirale war aber auch in den ältesten, aufrecht entwickelten, und in den mittleren, übergeneigt entwickelten Theilen der Inflorescenz dieselbe: an den von oben gesehen rechts stehenden Blüthen rechtswendig, an den links stehenden linkswendig. So ist es auch in allen analogen Fällen, z. B. bei Cerinthe, Heliotropium.

doch der Fall sein müsste, wenn lediglich von der jeweiligen Hauptachse aus, ohne Eingreifen einer ausserhalb der Pflanze thätigen Kraft, diese Richtung bestimmt

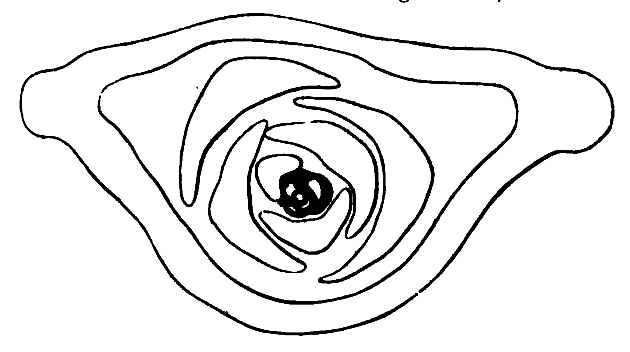


Fig. 192.

würde. Es kommen bei vielen Pflanzen, wenn der Grundwendel des Asts z. B. linkswendig ist, an seiner rechten Seite Zweige sowohl mit rechtswendiger, als auch mit linkswendiger Blattstellung vor. Der Einfluss der vertical wirkenden Kraft überwiegt hier in einzelnen Fällen die specifische, von der Haupt- auf die Nebenachse (etwa durch das Verbreiterungsmaass der Stützblattbasis) übertragene Gestaltungsbestrebung, in anderen nicht. Auf der anderen Seitenhälfte des Asts aber, wo jenes Streben und die fremde Kraft nach derselben Richtung hin wirken, sind die Grundwendel der Blattstellung aller Zweige gleichsinnig, und alle im Beginn aufsteigend.

Einige aufs Gerathewohl herausgegriffene Beispiele werden dies veranschaulichen:

1) Liquidambar orientale, schräg aufgerichteter Ast, Blattstellung linkswendig. 4 Seitenachsen nach rechts, 2 davon rechtswendig, 3 nach links, sämmtlich linkswendig.

2) Ebensolcher Ast, Blattstellung rechtswendig: 8 Seitenachsen nach links, von denen 4 linkswendig, 7 nach rechts, sämmtlich rechtswendig.

3) Pterocarya caucasica, Ast der im hinteren Drittel abwärts, in den vorderen $^2/_3$ aufwärts gebogen war. Blattstellung linkswendig. Im hinteren $^1/_3$; 2 Achsen nach rechts, deren eine linkswendig; 1 nach links, linkswendig. In den vorderen $^2/_3$: 3 Achsen nach rechts, sämmtlich rechtswendig; 2 nach links, beide linkswendig.

Es ist bezeichnend dafür, dass eine in Richtung der Verticalen wirkende Kraft die Wendung der Grund-Schraubenlinie der Blattstellung geneigter Seitenachsen dieser Pflanzen bestimmt, dass die Verhältnisse für die Seitenzweige, welche aus abwärts gerichteten Aesten derselben Bäume entspringen, sich umkehren. Der Grundwendel der Blattstellung an den von oben gesehen nach links abgehenden Zweigen ist rechtsumläufig oder dem des Asts gleichwendig, an den nach rechts abgehenden ist er linksumläufig oder von der nämlichen Richtung wie am Hauptaste.

So verhält es sich an abwärts gerichteten Aesten von Pterocarya caucasica, Virgilia lutea, Gleditschia triacantha, Liquidambar orientale, Salix babylonica. Es hatte z. B. ein schräg abwärts hängender Zweig der Salix babylonica mit linkswendiger Blattstellung 5 nach rechts abgehende Zweige, sämmtlich linkswendig, und 3 nach links abgehende, von denen 2 rechts-

Fig. 192. Querschnitt einer blattachselständigen Knospe der Salix caprea. Die convexe Fläche ist die dem Stützblatt zugewendete. Der querdurchschnittene apicale Theil des dritten, oben links stehenden Blattes ist stärker zur Seite abgelenkt, als die (auf dem nächst tieferen Knospendurchschnitt sichtbare) Basis desselben.

wendig. Ein abwärts gerichteter Zweig von Liquidambar orientale, rechtswendig, hatte 2 Seitenachsen nach links, rechtswendig; zwei nach rechts, deren eine linkswendig. — Uebrigens ist eine derartige Uebereinstimmung nicht völlig beständig; es mögen bei sehr vielen Pflanzen noch andere, bisher unbekannte, äussere Einwirkungen ins Spiel kommen.

Wird eine von der Lothlinie abgelenkte Achse im Moment der Anlegung ihres ersten Blattes nicht durch ihr angränzende Theile derselben Pflanze beeinflusst, so stellt sie dieses erste Blatt so, dass die Medianebene desselben die Verticale in sich aufnimmt. Es steht dieses Blatt entweder an der nach oben, oder an der nach unten gewendeten Kante der Achse. — Entwickelt eine solche Achse als erste Blattgebilde einen zweigliedrigen Wirtel, so stehen diese Blätter an den Seitenkanten der Achse; die Blattflächen nehmen die Lothlinie in sich auf.

Die Nichtbeeinflussung des Entstehungsorts der ersten Blätter embryonaler Achsen sowohl, als lateraler Zweige durch benachbarte Gebilde ist weit seltener, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Die Stellung der Kotyledonen der Embryonen phanerogamer Pflanzen zeigt sich in erster Linie abhängig von der Form des Querschnitts des Embryosacks in derjenigen Region, innerhalb deren die embryonale Achse ihr erstes Blatt oder ihr erstes Blattpaar bildet. Die Medianebenen dieser ersten Blätter fallen zusammen mit einer durch den grössten Querdurchmesser dieser Stelle und durch die Längsachse des Embryosacks gelegten Ebene. Der oder die Kotyledonen halten eine, in Bezug auf die Medianebene des Eychens oder der Blüthe orientirte Stellung ein, ohne Rücksicht auf die Neigung der embryonalen Achse gegen den Horizont.

Es kommt bei dieser Bestimmung des Entstehungsorts der Kotyledonen lediglich auf die Form des Querschnitts des Embryosacks im Momente der Anlegung der Kotyledonen an. Es können zu diesem Zeitpunkte ganz andere Verhältnisse der verschiedenen Querdurchmesser des Embryosacks bestehen, als auf späteren Entwickelungszuständen. So ist z. B. die apicale Region des Embryosacks der Gräser, innerhalb deren der junge Embryo liegt, zur Zeit der Anlegung des Scutellum und des Kotyledon von elliptischem Querschnitte; die grosse Achse der Ellipse fällt in die Medianebene des Eychens. An der, gegen die Anheftung des Eychens hin gewendeten Seite wächst der Embryosack am stärksten in die Dicke; an der entsprechenden Kante, an welche der weiteste Raum des (bereits von weichem Endosperm erfüllten) Embryosacks gränzt, entwickelt die embryonale Achse das Scutellum und den Kotyledon. Die Medianebenen beider fallen mit der des Eychens zusammen. Weiterhin werden das Endosperm und der Embryo vorwiegend in auf den Medianebenen senkrechter Richtung verbreitert. — Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei Mirabilis Jalapa. Bei der Anlegung der Kotyledonen ist der mediane Querdurchmesser des Embryosacks der grösste. Die Kotyledonen entstehen in der, durch Anheftung und Mikropyle gehenden Medianebene des Eychens. Weiterhin wachsen sie nebst dem Embryosack gewaltig in die Breite, so dass sie die der Anheftung abgewandte Seite des Samens als halber Kugelmantel umgeben. Analog ist es bei anderen Curvembryosen, den meisten Umbelliferen, Cynoglosseen, Asclepiadeen.

In den darauf untersuchten Pflanzen der nachgenannten dikotyledonen Familien und Gattungen fallen die Medianebenen der Kotyledonen mit denen der Eychen zusammen; ohne Rücksicht auf die Neigung des Embryosacks gegen den Horizont. Die Embryosäcke sind hier während der Bildung der Kotyledonen, durchweg von elliptischem Querschnitt, dessen grosse Achse in der (durch Mikropyle und Anheftung gelegten) Medianebene des Eychens liegt: Caryophylleen, Paronychieen, Protulacaceen, Mesembryanthemeen, Cacteen, Amarantaceen, Chenopodeen, Nyctagineen; Erysimum, Sisymbrium, Brassica, Sinapis, Camelina, Neslia, Capsella, Lepidium; Malvaceen, Tiliaceen, Umbelliferen, Apocyneen, Asclepiadeen, Cynoglossum, Labiaten, Solanaceen, Morus, Celtis, Cannabis, Viola, Papaver, Hedera, Berberis, Nymphaeaceen, Capparis, Reseda, Tropaeolum, Tribulus, Ruta, Coriaria, Rhus, Myrtus, Philadelphus, Cupuliferen (insbesondere Quercus), Saxifrageen, Cornus, Caprifoliaceen, Valerianeen, Dipsaceen, Compositen, Gentianeen, Convolvulaceen.

Bei den nachfolgenden dagegen stehen die Flächen der Kotyledonen der Medianebene des Eychens parallel. Die mit ! bezeichneten haben eine solche Stellung der Eychen und jungen Samen, dass deren Medianebene stets die Lothlinie in sich aufnimmt. Die Früchte der Formen, deren Eychen nach verschiedenen Radien der Blüthenachse hin gerichtet sind, stehen während der Kotyledonenbildung senkrecht empor (z. B. Rosa) oder hängen senkrecht herab (z. B. Prunus Avium). Sie zeigen meist kreisförmigen Querschnitt des Embryosacks: Nelumboneen! Menispermen! Cheiranthus, Cardamine, Arabis, Barbaraea, Nasturtium, Cochlearia, Draba, Alyssum, Thlaspi, Teesdalia, Iberis, Raphanistrum, Lineen! Leguminosen! Cucurbitaceen[1])! Euphorbiaceen! Ranunculaceen! Fumaria! Polygala, Vitis, Oxalis, Staphylea! Evonymus! Ilex! Prunus Avium! Amygdalus! Rosa! Pomaceen! Oleaceen. — Die so beschaffenen Formenkreise sind zwar die Minderzahl. Immerhin aber erscheint das in Bezug auf die Verticale übereinstimmende Stellungsverhältniss der Kotyledonen der Leguminosen, Cucurbitaceen und Ranunculaceen beachtenswerth genug.

Das einzige erste Blatt der embryonalen Achse monokotyledöner Gewächse stellt in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle seine Medianebene vertical. Bei allen Gräsern, deren Inflorescenzen zur Zeit der Anlegung des Embryo steil aufgerichtet sind, steht der Kotyledon zudem an der nach oben gewendeten Kante der embryonalen Achse. Bei Weitem die meisten Gräser richten ihre Inflorescenzzweige zur Zeit der Bildung der Kotyledonen noch aufrecht, wenn sie auch späterhin überneigen, wie z. B. Triticum, Secale, Sorghum. Viele lassen die Partial-Inflorescenzen zum angegebenen Zeitpunkte senkrecht abwärts hängen: mehrere Arten von Bromus, Festuca, Briza, Avena z. B. Freilich giebt es auch Gräser, deren Aehrchen bei schräg aufwärts gehender Richtung alle denkbaren Stellungsverhältnisse der Fruchtknoten und Eychen zur Horizontebene einhalten, wie z. B. Poa annua, Eragrostis megastachya, und bei denen gleichwohl die Medianebene des Kotyledon mit der des Eychens zusammenfällt. Hier mag die in Bezug auf die Kotyledonenstellung der Cucurbitaceen ausgesprochene Erwägung Platz greifen. Der Kotyledon entwickelt sich in Bezug auf das Eychen median (seine Medianebene fällt zusammen mit der des Ovulum) in aufrechten oder hängenden Eychen, lilienartiger Pflanzen, z. B. Veltheimia, Funkia, Allium. Die Fläche des Kotyledon pflegt der Medianebene des Eychens parallel zu sein bei den sogenannten horizontalen Eychen z. B. von Iris, Lilium, Tulipa, Fritillaria. Im einen wie im anderen Falle nimmt die Mediane des Kotyledon die Lothlinie in sich auf.

In voller Reinheit tritt die Beziehung der Stellung der ersten Blätter zur Lothlinie an den Embryonen der Gefässkryptogamen hervor. Bei den Polypodiaceen, Marsileaceen, Salviniaceen und Isoëteen steht die Medianebene dieses ersten Blatts stets genau vertical. Bei den Farrnkräutern ist die obere Fläche des ersten Blattes der embryonalen Achse, der oberen Fläche des Prothallium parallel, dem Zenith zugewendet. Bei den Rhizokarpeen und bei Isoëtes wird die Entwickelungsrichtung des ersten Blattes des Embryo von der zufälligen Lage der Makrospore zur Lothlinie bestimmt. Die Makrosporen von Pilularia können in jeder denkbaren Lage, auf feuchtem Sande oder Schlamme liegend, ihr Prothallium entwickeln, ausser in derjenigen, bei welchem der Scheitel der Spore, und somit das des Lichts bedürftige Prothallium nach abwärts gewendet ist. Sie nehmen auch nie ohne fremdes Zuthun eine solche Lage an: der Schwerpunkt der Spore liegt in ihrem hinteren Theile, und so richtet sie innerhalb der zähen Gallerte, welcher die aus den Früchten tretenden Sporen eingelagert sind, ihren Scheitel empor. Das erste Blatt des Embryo entwickelt sich stets der Art, dass seine die Lothlinie aufnehmende Medianebene die Spore in deren grösstem Längsdurchmesser schneidet. Dabei ist

1) Der Querschnitt des Embryosacks ist elliptisch, senkrecht zur Medianebene etwas in die Breite gezogen. Die Früchte der Kürbisse und Gurken liegen zur Zeit der Bildung der Kotyledonen des Embryo horizontal auf dem Boden; die Medianebenen der sämmtlichen Eychen stehen dann lothrecht. — In hängenden Kürbissen sind freilich die Flächen der Kotyledonen wagrecht gestellt: es mag die fortgesetzte Beeinflussung von Aussen eine erblich gewordene Gestaltung des Embryosacks nach sich gezogen haben.

die Rückenfläche des Blatts bei dessen Anlegung nach oben gekehrt. Bei Salvinia schwimmen während der Ausbildung des Embryo die Sporen beinahe horizontal auf dem Wasser; ihr Hinterende ist etwas tiefer eingesunken als das Vorderende; ihre Achse (ihr grösster Längsdurchmesser) ist zur Wasserfläche in sehr spitzem Winkel geneigt. Senkrecht auf der Wasserfläche steht die Medianebene des ersten sich bildenden Blattes, dessen Rückenfläche steil aufwärts geneigt steht (und später, nach dem Hervorbrechen des Embryo aus dem Prothallium, durch eine heliotropische Krümmung nach rückwärts gewendet wird, so dass die Vorderfläche des Blatts dem Himmel sich zukehrt). Bei Isoëtes, dessen erstes Blatt seine Vorderfläche, nicht seine Rückenfläche der Archegoniumendung zukehrt, steht die Medianebene dieses Blatts ebenfalls vertical; die Lage des befruchteten Archegonium an dem Prothallium, welches die auf dem Grunde des Wassers liegenden Makrospore ausfüllt, sei welche sie wolle. Nur ist, da der obere Theil des Prothallium specifisch leichter ist, stets der Scheitel der Makrospore nach oben gewendet. Bei allen diesen Gefässkryptogamen hat nie das erste Blatt der embryonalen Achsen eine Torsion nöthig, um seine obere Fläche dem Lichte zuzuwenden. — Die einander opponirten beiden ersten Blätter der embryonalen Achsen der Selaginellen stehen ohne Ausnahme seitlich, mit ihren Flächen der Verticalen parallel.

An Seitenzweigen vegetativer Achsen sind derartige unmittelbare, nicht durch die Lagenverhältnisse des Stützblatts und der tragenden Achse vermittelte Beziehungen der Stellungen des oder der ersten Blätter zur Lothlinie nur selten. Ich rechne dahin die Stellung des ersten Blatts seitlicher Achsen gegen den Horizont geneigter Sprossen zweizeilig beblätterter Papilionaceen, wie Cicer, Vicia sativa und V. Cracca. Das erste Blatt solcher Zweige entsteht stets auf deren oberster Kante. Ebenso bei Alnus glauca und glutinosa. Das einzeln stehende erste Blatt jeder Seitenachse dieser Pflanzen wird spät angelegt, relativ hoch über der Einfügung des Stützblatts und, wie es scheint, unbeeinflusst von diesem. Bei Betula alba steht das einzelne erste Blatt meist an der oberen, selten an einer schräg nach unten gekehrten Kante geneigter Zweige. Im letzteren Falle ist das Zweigstück zwischen Stützblatt und erstem Blatt des Zweigs besonders lang. — Bei den meisten Pflanzen mit schraubenliniger Blattstellung, deren Seitenachsen die Blattstellung mit einem Wirtel zweier Vorblätter beginnen, steht das dritte Blatt der Seitenachsen, welche von geneigten Zweigen nach der einen Seite abgehen, dem Zenith zugewendet, an denen der anderen Seite ihm abgewendet. So steht z. B. das erste Laubblatt der (von oben gesehen) nach links abgehenden Zweige eines wagrechten oder hängenden Asts der Rosa canina mit rechtswendigem Grundwendel der Blattstellung unten, während das der nach rechts abgehenden der oberen Längshälfte des Zweigs inserirt ist. Bei den Seitensprossen gegen den Horizont geneigter Zweige der Cassia marylandica, mit linkswendigem Grundwendel findet das gerade umgekehrte Verhältniss statt. Beeinflussungen durch eine, ausserhalb der Pflanze thätige Kraft liegen hier offenbar nicht vor. Der Entstehungsort des ersten Laubblatts der Seitenzweige wird mittelbar bestimmt durch die ungleiche Verbreiterung der Basen der Stützblätter, welche bei Rosa sowohl als bei Cassia marylandica an jedem Blatte beträchtlicher ist an der dem nächstjüngeren Blatte zugekehrten Kante, somit eine, dem Grundwendel der Blattstellung durchwegs gleichsinnige einseitige Förderung erfährt. Bei beiden lässt jedes Stützblatt an seinem in Bezug auf das Aufsteigen des Grundwendels hinteren Rande eine breitere Lücke zwischen sich und seiner Achse. Hier erscheint das erste Vorblatt der Seitenachse, also an der nach hinten gewendeten Kante dieser. Das zweite kommt dem ersten gegenüber, das dritte näher an das erste Blatt, an nach links abgehenden Seitenzweigen linkswendig beblätterter Aeste also an der oberen Längshälfte zu stehen, während es an nach links gerichteten Zweigen rechtswendig beblätterter Achsen unten steht. Daraus kann eine Antidromie der Grundwendel der nach rechts und nach links abgehenden Seitenzweige linkswendig beblätterter Aeste resultiren, welche zu der oben S. 614 besprochenen sich gerade entgegengesetzt verhält. Das dritte Blatt nach rechts abgehender Seitenachsen steht rechts unten, dasjenige der nach links abgehenden Seitenachsen links unten. Folgen auf dieses dritte Blatt das vierte und fünfte in rascher, aufsteigender Succession, so wird der Grundwendel an den nach rechts abgehenden Zweigen linkswendig, an den nach

links gerichteten rechtswendig. So wird das auffallende doppelartige Verhalten der gegen den Horizont geneigten Auszweigungen von Prunus spinosa begreiflich. Es mag in der einen Reihe von Fällen das Verbreiterungsmaass der Vorblätter, in der anderen das der Stützblätter für die Richtung des Grundwendels der Seitenzweige eines Astes maassgebend sein.

Das hervortretendste und häufigste Beispiel der Förderung der Massenzunahme in der Richtung nach oben ist endlich das entschiedene Vorwiegen des Wachsthums vertical gestellter Achsen vor demjenigen der von der Lothlinie abgelenkten, wie es bei der sogenannten dendritischen Verzweigung ganz im Allgemeinen aufs Schlagendste sich zeigt, bei einfachst gebauten Gewächsen, wie Nitella, Dasycladus z. B. ebenso gut, wie bei Kräutern und Bäumen. Die Beobachtung zeigt, dass lediglich die Richtung der rascher und stärker wachsenden Achsen es ist, welche die Begünstigung der Entwickelung bedingt, nicht der Unterschied des morphologischen Ranges und der Zeit der Anlegung der Achsen früherer und deren späterer Ordnung. Die embryonalen Achsen sind die kräftigst sich entwickelnden bei den Gewächsen, welche diese Achsen im Beginn der Keimung lothrecht stellen und sie in dieser Stellung erhalten. Nimmt die (embryonale) Hauptachse in ihrer weiteren Entwickelung ein kriechendes Wachsthum, eine nahezu horizontale Richtung an, so wird sie von da ab in der Intensität des Wachsthums von sich vertical aufwärts krümmenden Seitenachsen übertroffen (z. B. Paris quadrifolia, Adoxa Moschatellina); selbst von lothrecht empor wachsenden Blättern (Pteris aquilina, Polypodium aureum). Die Terminalknospe einer senkrecht oder steil aufgerichteten Achse kann die fernere Entwickelungsfähigkeit aus nicht näher bekannten Ursachen für immer oder vorübergehend plötzlich verlieren: für immer etwa durch die Umbildung des Endes der Hauptachse der Inflorescenz zu einer Blüthe z. B. u. v. a. Berberis vulgaris[1]), Pyrola umbellata, Campanula rapunculoïdes, oder durch Umformung des Achsenendes zu einer Inflorescenz wie Crocus, Iris, Lilium, Adonis vernalis, Foeniculum officinale.; — zeitweilig durch Schliessung zu einer Knospe, welche zur Ruhe bis zum Eintritt der nächsten Vegetationsperiode bestimmt ist, wie etwa bei Quercus Robur, Pinus silvestris. Dann werden in der Regel diejenigen Seitenknospen stärker und rascher ausgebildet, welche der sich schliessenden Endknospe, beziehendlich dem zur Inflorescenz ausgebildeten Achsenende am nächsten, somit am höchsten stehen. Sie erhalten mehr Masse als die tiefer stehenden, sie entwickeln sich schneller als diese, was z. B. in der Beschleunigung des Aufblühens der obersten seitlichen Blüthen der Trauben mit einer Endblüthe hervortritt. (Endet eine Achse ihre Weiterentwickelung durch allmälige, von unten nach oben fortschreitende Verkümmerung, wie etwa eine Inflorescenz von Epilobium angustifolium oder Secale cereale, ein Jahrestrieb von Asclepias Cornuti, so findet eine derartige Förderung des Wachsens der höher stehenden Seitenachsen nicht statt.) — Sind die Divergenzen von der Lothlinie derjenigen Seitenachsen, welche dem seine Entwickelung plötzlich abschliessenden Achsenende nahe stehen, unter sich erheblich verschieden, so ist diejenige von ihnen im Wachsthum am stärksten begünstigt, deren Richtung am meisten der Verticalen sich nähert. Die Anlegung einer neuen Wurzelknolle einer Orchis, der Orchis militaris oder Morio z. B., fällt der Zeit nach zusammen mit derjenigen einer

1) Deren Blüthenstände während der früheren Knospenzeit aufrecht sind.

neuen Infloresccnz. Es sind in diesem Momente mehrere Seitenknospen am unteren Ende des Sprosses vorhanden, welcher sein Ende zu einem Blüthenstand umzubilden beginnt. Die oberen 1—3 derselben stehen auf dem schlank kegelförmigen Theile des Sprosses; ihre Achsen divergiren von der Lothlinie in offenen Winkeln. Eine tiefer stehende Knospe ist durch starke Verdickung des tragenden Sprosses mit ihrer Längsachse ziemlich genau vertical gerichtet. Sie wird die Blattknospe der einzigen neu sich bildenden Knolle, oder doch der stärksten unter mehreren. — Noch auffälliger ist die Förderung der vertical gestellten oder vertical sich richtenden unter den bis dahin ruhenden Seitenknospen eines Baumwipfels oder eines Strauches, dessen Aeste durch Zufälligkeiten (durch Menschenhand, Thierbiss, Windbruch z. B.) stark eingestutzt wurden. Die senkrecht aufwärts wachsenden Knospen allein entwickeln sich zu den kräftigen Sprossen, welche Lohden oder Wasserschosse genannt werden. Ruhende Knospenanlagen, welche an den abwärts gewendeten Längshälften stark geneigter Zweige stehen, treiben kaum je aus.

Wird das wachsende Ende einer verticalen Achse gewaltsam zerstört, so wird die nächst tiefer stehende der vorhandenen Seitenachsen im Wachsthum gefördert. Zu ihr gelangt der grösste Theil der aufwärts wandernden Substanz, welche bisher beim Wachsen des Endes der verticalen Achse verbraucht wurde. Ihre Erstarkung steigert die in ihr vorhandene Gewebespannung, und damit ihr Vermögen zu geocentrischer Aufwärtskrümmung. Sie nähert ihre Richtung mehr oder weniger der Verticalen, und kommt so auf doppelte Weise vor allen übrigen Sprossen des Individuums in Vorzug. Wird z. B. eine Abietinee, die in kräftigem Längenwuchse steht, ihres äussersten Wipfels beraubt, so ersetzt sie den Verlust auf dem angegebenen Wege. Der Process wird begünstigt und beschleunigt, wenn die der Bruchfläche nächste Seitenachse durch Anbinden in senkrechte Richtung gebracht wird: ein von Gärtnern häufig angewendetes Verfahren. Stehen mehrere Seitenachsen der Verletzungsstelle gleich nahe, so kann der Baum, durch gleichmässige Entwickelung aller dieser, mehrwipfelig werden: bei Edeltannen ein ziemlich häufiger Fall [1].

Es giebt Bäume, deren sämmtliche Sprossenden, auch das des Gipfeltriebs, übergeneigt sind: so Fagus sylvatica, die mehrjährigen Individuen ziemlich aller Arten von Cupressus, Juniperus, Thuja. Die lothrechte Aufrichtung der Hauptachse tritt erst in der zweiten oder dritten Vegetationsperiode des jeweils jüngsten Stücks derselben ein, und mit dieser Aufrichtung beginnt die Förderung des Dickenwachsthums, welches auch solchen Pflanzen einen baumartigen Wuchs verleiht.

Auch diese Begünstigung des Wachsthums von eine bestimmte Beziehung zur Lothlinie einhaltenden Bildungen äussert sich in zweierlei Weise. Während in den bisher erwähnten Fällen die Förderung der Massenzunahme in der Richtung zenithwärts erfolgt, geschieht sie bei Wurzeln in entgegengesetzter Richtung. In einem Wurzelauszweigungssysteme ist die senkrecht abwärts gerichtete Wurzel die rascher und stärker wachsende. Die Intensität des Wachsthums nimmt ab, je mehr die Richtung einer Wurzel eines solchen Systems der horizontalen sich nähert. Nicht allein überwiegt das Wachsthum einer senkrechten Hauptwurzel

1) Eine Anzahl Beispiele sind durch Kunze gesammelt worden: Flora 1851, p. 14.

das ihrer Seitenwurzeln; sondern auch unter Wurzeln gleicher Dignität nehmen diejenigen rascher und stärker an Masse zu, deren Längsachsen mit der Lothlinie minder offene Winkel bilden; dies zeigen z. B. die rübenförmigen Wurzeln der Zwiebeln von Oxalis tetraphylla, die Wurzeln solcher Pflanzen des Rumex obtusifolius, deren Hauptwurzel durch einen Zufall zerstört ward. Senkrecht abgehende Seitenwurzeln stark von der Lothlinie divergirender Wurzeln von Pandanus graminifolius, Aspidium filix mas übertreffen gemeinhin die relative Hauptwurzel an Längen- und Dickenwachsthum.

§ 24.

Beeinflussung der Gestaltung des Pflanzenkörpers durch die Beleuchtung.

Nicht allein auf die Richtung ausgewachsener oder auf der letzten Stufe des Wachsthums stehender Pflanzentheile hat das Licht dadurch Einfluss, dass seine Einwirkung die Spannungszustände der Gewebe dieser Theile modificirt, sondern es wird auch in zahlreichen Fällen durch dasselbe die Form in den frühesten Stadien der Entwickelung begriffener Pflanzentheile wesentlich mitbestimmt. Und zwar in zweierlei Weise: es findet eine stärkere Zunahme der Masse des wachsenden Pflanzentheils entweder an derjenigen Seite desselben statt, welche das meiste, oder an derjenigen, welche das wenigste Licht empfängt.

Auch diese doppelartige Beziehung zum Lichte, wie die zum Zuge der Schwerkraft, tritt an den Plasmodien von Myxomyceten periodisch wechselnd in die Erscheinung.

Die Plasmodien des Aethalium septicum zeigen besonders deutlich einen periodischen Wechsel dieser beiderlei Beeinflussungen der in Bewegung begriffenen Masse des wachsenden Pflanzenkörpers durch das Licht. In frühen Entwickelungszuständen wandern sie meistens vom Lichte hinweg. An dem minder intensiv beleuchteten Rande eines Plasmodium, welches nur von einer Seite her Licht empfängt, häuft sich die hin- und zurückströmende Masse vorzugsweise an. Es beruht zum grossen Theil auf diesem Umstande, dass junge Plasmodien nur im Innern des Substrats angetroffen werden (zum kleinen Theil auch darauf, dass über die Oberfläche desselben tretende unter gewöhnlichen Umständen bald austrocknen). Aber dieses Verhältniss setzt zeitweilig in das umgekehrte um. Lässt man solche Plasmodien auf einer genau horizontalen Unterlage sich entwickeln, welche in einem Raume mit opaken, dunklen Wänden sich befindet, der nur von einer Seite her durch einen schmalen Spalt in spitzen Winkeln einfallendes Licht empfängt, so wandern die Plasmodien bald nach dem Spalte hin, durch welchen das Licht einfällt, bald von ihm hinweg. Ein und dasselbe Plasmodium kehrt die Richtung seines Fortkriechens bald in kurzen (weniger als einstündigen) Fristen um, bald hält es mehrere Stunden lang dieselbe Richtung ein. Die dem Versuche unterworfenen Plasmodien bewegen sich so gut als ausschliesslich auf dem schmalen beleuchteten Streifen der Unterlage; sehr selten schlägt eines eine Richtung ein, welche von derjenigen der einfallenden Lichtstrahlen dauernd divergirt.

Der Versuch lässt sich leicht in folgender Weise anstellen: ein Blechkasten mit genau schliessendem Deckel, innen geschwärzten Wänden, etwa 30 CM. breit, 50 CM. lang, 10 CM. hoch, erhält in die eine schmale Seitenwand einen 5 Mill. breiten Spalt eingeschnitten, auf welchen eine Glasplatte gekittet wird. Dieser Spalt wird gegen das Fenster gekehrt. Der Boden des Kastens ist mit einer Schicht nassen grauen Löschpapiers bedeckt, auf welches, innerhalb des vom Lichte getroffenen Streifens, Stücke der Gerberlohe gelegt werden, denen Plas-

modien anhaften. Nachdem die Plasmodien auf das Papier herabgekrochen sind, werden die Lohestücke entfernt. Zur Beobachtung der Lage der Plasmodien wird der Deckel des Kastens auf kurze Zeit geöffnet. — Die Beweglichkeit der auf dem Papier umherkriechenden Plasmodien erhält sich unter solchen Umständen mehrere Tage lang.

Der Fall ist im Uebrigen ziemlich selten, dass die von der intensivsten Beleuchtung getroffene Seite eines sehr jugendlichen, wachsenden Pflanzentheils in der Massenzunahme relativ gehemmt, dass die mindest beleuchtete Seite im Wachsthum gefördert wird. Er findet sich z. B. an den äussersten Spitzen wachsender Zweige der Hedera Helix, die stets gegen den Lichtquell concav gekrümmt sind, in Folge stärkerer Verlängerung der mindest beleuchteten Seite. — Ferner bleiben die Blätter der oberen, vorzugsweise beleuchteten Seite der Stängel der vierzeilig beblätterten Selaginellen weit kleiner, als die der unteren Seite. Lässt man Selaginella hortensis in völliger Dunkelheit vegetiren (sie verträgt einen mehrmonatlichen Aufenthalt in solcher), so bleibt die Grösse der bei Lichtausschluss entwickelten Oberblätter weit minder hinter derjenigen der Unterblätter zurück; auch stehen beide sparrig vom Stängel ab, dem sie, bei Entwickelung im Lichte, angedrückt sind.

In sehr geringem Maasse, aber mit auffallendem Effect vollzieht sich ein analoger Vorgang bei der Drehung der Blüthenstiele der Papilionaceen mit hängenden Trauben, z. B. Cytisus Laburnum und alpinus, Robinia hispida und Pseudacacia. Im frühen Knospenzustand sind die Inflorescenzen dieser Pflanzen aufrecht; die einzelnen Blattgebilde der Blumen werden in gewohnter Stellung, die Fahne gegen die Achse der Inflorescenz gewendet, angelegt. Erst zu der Zeit, in welcher die Blumenblätter sich zu färben beginnen, wird die Inflorescenzachse hängend, indem ihr bei der letzten Streckung schlaffer werdendes Gewebe dem Zuge der sie belastenden Blüthen passiv folgt. Kurz vor dem Aufblühen (bei Robinia hispida oft erst während desselben), macht jeder Blüthenstiel eine halbe Drehung um die eigene Achse, durch welche die Fahne nach oben, das Schiffchen nach unten gerichtet wird. Diese Torsion orientirt sich nach der Richtung intensivster Beleuchtung. Sie ist gegenwendig in den beiden Hälften eines einseitig beleuchteten Blüthenstandes, welche rechts und links von der Ebene der einfallenden Lichtstrahlen liegen; in der (vom Lichtquell aus gesehenen) rechten Längshälfte meist linkswendig, und umgekehrt. Die Torsion erfolgt, während der Blüthenstiel noch in die Länge wächst, offenbar in Folge einer Verminderung der Expansion der Gewebe der stärker beleuchteten Seite, über welche das, zur Achse tangentalschiefe Streckungsstreben der beschatteten Längshälfte die Oberhand erhält. — Inflorescenzen, welche nicht dauernd einseitiges Licht empfangen, drehen ihre Blüthenstiele ziemlich regellos; je nach der (zu verschiedenen Tageszeiten verschiedenen) Richtung der stärksten Beleuchtung während eines bestimmten Entwickelungszustands der, successiv sich ausbildenden Stiele. — Bei der Drehung der Fruchtknoten der Ophrydeen, der Blüthenstiele der Neottia ovata und N. nidus avis finden völlig analoge Verhältnisse statt. In Dunkelheit, selbst in sehr gemindertem Lichte unterbleibt die Drehung (der Fruchtknoten von Orchis Morio).

Um so verbreiterter ist die Förderung der Massenzunahme an der intensivst beleuchteten Seite des wachsenden Theiles. Hierher gehören die meisten Fälle des negativen Heliotropismus: sie treten an Theilen auf, welche noch im raschen und intensiven Wachsthum begriffen sind: so z. B. die gegen das Licht convexe Krümmung der Fruchtstiele der Linaria Cymbalaria — sie erfolgt während einer Verlängerung des Stiels auf mindestens das Dreifache der bisherigen Länge, — die Anpressung an opake Körper der Stängel von Marchantieen, von Hedera, der Prothallien von Farrnkräutern; die Abwendung vom Lichte der Spitzen wach-

sender Wurzeln. Der Effect der einseitigen Förderung der Massenzunahme tritt hier hauptsächlich als Aenderung der Richtung zu Tage; nur der Umriss des Längendurchschnitts, nicht der des Querdurchschnitts des Pflanzentheils wird erheblich geändert, analog dem Verhalten von Pflanzentheilen bei activen oder passiven geocentrischen Krümmungen. Neben diesen giebt es aber eine Reihe von Wachsthumsvorgängen, die in ähnlicher Weise durch das Licht beeinflusst werden, wie dies bei der einseitigen Förderung der Verdickung von der Lothlinie abgelenkter Zweige der Kastanie oder der Aristolochia Clematitis durch die Schwerkraft geschieht: bei denen eine sehr erhebliche Steigerung auch des Dickenwachsthums der stärker beleuchteten Seite statt findet.

Die Fruchtkapseln mehrerer Laubmoose wachsen an der stärkst beleuchteten Seite nach allen Dimensionen viel beträchtlicher, als an der entgegengesetzten. Sie erhalten hier bei den Buxbaumien einen kropfartigen Auswuchs und neigen ihre Spitze gegen die Schattenseite. Bei den Polytrichineen finden ähnliche Verhältnisse statt, nur nicht ganz so hoch gesteigert[1]. Die Buxbaumien und Catharinea undulata, deren gewohnte Standorte — Waldränder und steile Böschungen — stets einseitig intensivere Beleuchtung empfangen, zeigen diese Erscheinungen constant. Die auf freien Standorten vorkommenden Polytrichen dagegen, wie P. juniperinum, bilden nur bei einseitiger Beschattung die Kapseln auffallend ungleich aus. — Die Blätter aller oberirdisch sich ausbildenden Laubknospen des Vaccinium Myrtillus werden in zweizeiliger Anordnung angelegt. Die beiden, den Seitenkanten der stets von der Lothlinie abgelenkten Knospenachsen eingefügten Blattzeilen convergiren gegen den Zenith (was auf jedem Querdurchschnitt einer oberirdischen Knospe deutlich zu sehen ist); — in der Zeitfrist zwischen der Anlegung zweier consecutiver Blätter der nämlichen Längszeile wird die obere, von intensiverem Lichte getroffene Längshälfte der Achse stärker verdickt, als die untere. Die zweizeiligen Blätter bilden sich ungleichhälftig aus: die hintere, in der Knospenlage nach oben gekehrte Blatthälfte ist die grössere. Alle diese Verhältnisse stimmen überein mit den, unter dem Einflusse der Schwerkraft eintretenden Erscheinungen der Förderung des Wachsthums aufwärts. Sie kommen aber bei Vaccinium Myrtillus nur durch den Einfluss der Beleuchtung zu Stande. Die Heidelbeere entwickelt, aus den Achseln von Schuppenblättern unter dem Boden verlaufender basilarer Stücke von Sprossen, auch unterirdische Knospen, deren Achsen in jeder Richtung, senkrecht abwärts, abwärts oder aufwärts geneigt, oder horizontal, ihre Entwickelung beginnen und bis zu einer Länge von 10—15 CM. fortsetzen, um dann erst aufwärts sich zu krümmen und endlich über die Bodenfläche zu treten. Soweit die Blätter dieser Sprossen unter der Bodenfläche, also vom Lichte unbeeinflusst, angelegt sind, entstehen sie in nach den Divergenzen $^2/_5$ oder $^3/_8$ geordneter Aufeinanderfolge. Sie sind gleichhälftig ausgebildet, was besonders deutlich an den ergrünenden, lederartig derb und glänzend werdenden solchen Blättern der ans Licht gelangenden Sprossen hervortritt. Entwickelt sich ein derartiger Spross im Lichte weiter, so ordnen sich die Blätter zweizeilig, welche er von da ab anlegt; auch bilden sie sich ungleichhälftig aus.

Gleichartige Erscheinungen zeigt Polygonum Sieboldii. Die stattliche Pflanze perennirt durch unterirdische Knospen. Die unter der Erde angelegten Blätter aller Achsen, der vertical aufgerichteten, wie der gegen den Horizont geneigten oder in horizontaler Richtung sich entwickelnden, stehen nach der Divergenz $^2/_5$. Die untersten Laubblätter der im Frühling über den Boden sich erhebenden Sprossen, Blätter welche in völliger Dunkelheit angelegt und erheblich weit ausgebildet wurden, halten dauernd diese Stellung ein. Die am Lichte angelegten Blätter der bis zum Herbst in die Länge wachsenden und eine Vielzahl von Blättern hervorbringenden Sprossen, sowie alle ihre oberirdisch angelegten Seitenzweige sind dagegen zweizeilig beblättert; die Blätter sind in derselben Weise auf die untere Längshälfte der sich

1) Wichura, in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 194.

überneigenden Stängel zusammen gerückt, wie bei Vaccinium Myrtillus oder bei Castanea vesca.

Unter den nämlichen Gesichtspunkt fällt das Zweizeiligwerden der Beblätterung der negativ heliotropischen Stämmchen von Fissidens und Schistostega am Tageslichte, deren unter dem Boden angelegte Blätter dreizeilig stehen (S. 140). Bei Blasia pusilla geht die Förderung der Verbreiterung der oberen, dem Lichte zugekehrten Längshälfte der stark negativ heliotropischen Stängel so weit, dass die beiden dieser Längshälfte inserirten Zeilen von Blättern dem Seitenrande des platten, bandförmigen Stängels eingefügt erscheinen, und die ursprünglichen Seitenkanten des Stängels, die Linien, welche durch die Mitten zwischen den Längszeilen der Ober- und der Unterblätter gehen, auf die untere Fläche des Stängels gerückt sind [1]). Dasselbe Verhältniss ist bei den Marchantieen bis zum Unterbleiben der Bildung der Oberblätter gesteigert, deren Rudimente nur bei Marchantia polymorpha als Schüppchen des Randes sich finden, anderen Formen aber gänzlich fehlen, so dass diese nur zwei Reihen von (chlorophyllarmen, schuppig-häutigen) Unterblättern besitzen [2]).

Die (transitorische) Ausbildung der Zweige mehrerer neuholländischer Acacien (wie A. rostellifera Benth., longifolia Willd.) zur platten Bandform ist dem analog. In der jungen Knospe ist der Querschnitt der Achse isodiametrisch dreieckig (Fig. 150, S. 521); der Querschnitt der embryonalen Achse ist kreisrund. Die Phyllodien (Blattstiele), welche in zur Stammachse radialen Ebenen ganz vorzugsweise sich verbreitern, stellen ihre Flächen, wo nöthig durch Torsionen ihrer Basen, senkrecht zur Richtung intensivster Beleuchtung. In derselben Richtung verbreitert sich der Stängel, während der Entfaltung der noch der Div. $^2/_5$ gestellten Blätter, bei den genannten Formen weit überwiegend. Sein Querschnitt bleibt zwar stets dreieckig, aber der grösste Durchmesser dieses sehr stumpfwinklig werdenden Dreiecks ist zu der Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrecht. Die Achse ist, soweit sie in der letzten Streckung begriffen ist, von entschieden abgeplatteter Form; die Blätter sind nach den Seitenkanten hin gerückt, mit Ausnahme solcher, die zufällig genau in der Ebene stärkster Beleuchtung dem Stängel inserirt sind. Lässt man Acacia longifolia unter einseitiger Beleuchtung um eine verticale Achse rotirend wachsen, so ist der Querschnitt der während des Experiments sich entwickelnden jungen Zweige isodiametrisch. — An den älteren Theilen der Zweige wird die Abplattung verwischt, indem der dreieckige Holzring durch örtliche Steigerung der cambrialen Thätigkeit sich zum Cylinder abrundet.

Die im Alter blattlosen neusee- und neuholländischen Genisteen und Loteen, wie Bossiaea alata, Carmichaelia australis zeigen ähnliche Verhältnisse in weit schärferer Ausprägung. Die embryonalen Achsen (welche meistens zeitig absterben) von Bossiaea alata R. Br. ordnen ihre Blätter nach $^2/_5$, die Nebenachsen dieser stellen die Blätter zweizeilig. Diese Achsen sind zunächst von fast kreisrundem Querschnitt. Weiterhin aber stellen sie durch Torsion der Medianebenen die Blattzeilen senkrecht zur stärksten Beleuchtung, und von da ab beginnt eine Förderung des Breitenwachsthums in eben dieser Richtung, wodurch endlich die Breite der, ihre Blätter verkümmern lassenden Achsen zweiter und folgender Ordnungen auf das 10- bis 12fache der Dicke gebracht wird. Carmichaelia australis ordnet nur die ersten drei oder fünf Blätter ihrer embryonalen Achse zu einem Umgang oder einem Abschnitt der $^2/_5$ Stellung. Dann beginnt die Verbreiterung des weiter wachsenden Endes der Achse in einer, zur Richtung der stärksten Beleuchtung senkrechten Ebene. Von da ab wird die Blattstellung zweizeilig, und es gestaltet sich der obere Theil der embryonalen Achse zu einem bandförmigen Körper, dessen Breite die Dicke um das achtfache etwa übertrifft. Alle Achsen zweiter und folgender Ordnungen sind platt, stellen ihre Blätter in transversaler Distichie. — Die aufrechten platten Achsen aller dieser Leguminosen zeigen sich in jedem Gewächshaus mit ihren Flächen dem seitlich einfallenden

---

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 25.

2) Dass zwei Reihen von Unterblättern vorhanden sind, nicht eine einzige, deren Einzelblätter später in zwei Hälften zerreissen, wie bei den Riccien, davon überzeugt man sich leicht an unter Wasser gewachsenen, linearen Sprossen der Fegatella conica.

Lichte zugewendet. Aeltere Pflanzen lassen sämmtliche Zweigenden überhängen. Da von oben her auch den Gewächshauspflanzen das meiste Licht zukommt, sind an solchen die Achsenflächen zenithwärts gekehrt.

Der denkenden Naturbetrachtung ist es unabweisbares Bedürfniss, eine Vorstellung über die Mechanik der Beeinflussung sich zu bilden, welche die Schwerkraft und die Beleuchtung in unter sich so ähnlicher, und beide in doppelartiger, bald hemmender, bald fördernder Weise auf die Gestaltung wachsender Pflanzentheile üben. Der Versuch zur Bildung einer solchen Vorstellung ist bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nothwendig auf Hypothesen angewiesen, welche auf nur wenige leitende Thatsachen sich gründen.

Das in wachsenden Pflanzentheilen angehäufte Protoplasma, von welchem die Zellmembranen der Vegetationspunkte vielzelliger Pflanzen in Bezug auf Verschiebbarkeit der Theilchen, auf Plasticität und Starrheit, auf Dehnbarkeit und Elasticität nur quantitativ verschieden sind, ist ein Gemenge nicht mischbarer Substanzen von verschiedener Dichtigkeit. Die keinem genauer untersuchten Protoplasma fehlenden Tropfen fetten Oeles sind specifisch leichter, die Lösungs- und Quellungszustände von eyweissartigen Stoffen und von Kohlenhydraten sind specifisch schwerer als Wasser. Ist die Masse der Tropfen fetten Oeles ein nicht sehr grosser Bruchtheil der Masse eines Protoplasma, und sind zugleich die wasserhaltigen Gemengtheile desselben relativ wasserreich (und somit relativ dünnflüssig), so werden die Oeltropfen das Bestreben haben, empor zu steigen, und sich, nebst ihnen adhärirenden wasserhaltigen Gemengtheilen des Protoplasma an den höchsten erreichbaren Stellen anzuhäufen. Die Masse des Protoplasma wird aufwärts wandern, soweit es die relative Starrheit ihrer Hüllen oder ihrer peripherischen Theile erlaubt. Der Vorgang lässt sich folgendermaassen versinnlichen: Man bringe mittelst einer Pipette eine Quantität einer Emulsion aus fettem Oele und gefärbter Zuckerlösung auf den Boden eines tiefen, mit Wasser gefüllten Glasgefässes. Ein grosser Theil des Tropfens der Emulsion steigt sofort empor und breitet sich auf der Oberfläche des Wassers nur mässig aus. Er behält planconvexe Linsenform. Langsam nur senken sich während seines Aufsteigens und seines Obenaufschwimmens fädliche Strömchen der gefärbten Zuckerlösung auf den Boden des Gefässes. Die kleinen Oeltropfen halten ihnen adhärirende Schichten der Zuckerlösung mehrere Tage lang auf der Oberfläche des Wassers fest. — Wenn dagegen die Fetttropfen einen vorwiegenden Gemengtheil der Masse bilden, oder wenn die wasserhaltige Substanz, welcher sie eingestreut sind, relativ wasserarm und zähe flüssig, in ihren Theilchen nur schwer verschiebbar ist, so ist das Aufsteigen der Oeltropfen gehindert. Bringt man einen Tropfen einer Emulsion von Oel und sehr concentrirter Zuckerlösung auf den Flüssigkeitsspiegel eines mit Oel gefüllten Gefässes, so sinkt er zu Boden: die specifisch schwerere Zuckerlösung reisst eingeschlossene Oeltropfen mit abwärts, und diese vermögen während vieltägigen Eingeschlossenseins in der zähen Zuckerlösung nicht, aus ihr sich zu befreien. Ein Protoplasma, welches sehr reich an Fetttropfen, oder welches relativ wasserarm ist, wird dem Zuge der Schwere passiv folgen.

Eine derartige Anhäufung der Substanz im oberen oder unteren Theile einer Protoplasmamasse wird auch dann erfolgen können, wenn dieselbe eigenartige Strömungsbewegungen in constanten oder in wechselnden Richtungen besitzt.

Bei Strömung in constanter Bahn wird jeweilig eine grössere Menge des Protoplasma in der Region verweilen, nach welcher hin der Einfluss der Schwerkraft die Partikel des Protoplasma dirigirt. Bei Strömung in wechselnden Richtungen wird eine geringere Quantität des Protoplasma aus dieser Region hinweg, als ihr zugeführt werden. Bewegliches Protoplasma ist in Bezug auf seinen Wassergehalt nachweislich grossen Schwankungen unterworfen. Dies macht es erklärlich, wie eine und dieselbe Masse solchen Protoplasmas, ein Plasmodium von Aethalium z. B. zeitweilig auf seiner Unterlage abwärts rückt, und zeitweilig an derselben empor steigt. — Auch auf die Ortsveränderungen eines Protoplasma, welches in den Höhlungen mehrerer, einander benachbarter Zellen eingeschlossen ist, finden diese Erwägungen Anwendung. In den Richtungen, nach welchen der Einfluss der Schwerkraft die Ortsveränderung der Protoplasmatheilchen fördert, werden diese vorzugsweise die Zellwandungen durchwandern; es wird sich das Protoplasma in der höchsten oder in der tiefsten Gegend des aus Zellgewebe bestehenden Pflanzentheils ansammeln, und diese Ansammlung wird zur Massenzunahme, zum Wachsen der betreffenden Gegend führen. Das Protoplasma in den Zellen der jugendlichsten Neubildungen, der intensivst wachsenden Regionen der Vegetationspunkte ist wasserärmer, relativ fettreicher, als das etwas weiter ausgebildeter, immer noch wachsender Theile der nämlichen Pflanze. In jenen enthält es keine oder kleine Vacuolen, in diesen grössere; in jenen ist es sichtlich dichter, stärker lichtbrechend, als in diesen. Diese Thatsache stimmt überein mit der Wahrnehmung, dass das Wachsthum der jugendlichsten Neubildungen in der Richtung nach Unten gefördert zu sein pflegt, während die Volumenzunahme etwas weiter entwickelter Theile gemeinhin eine Begünstigung in der Richtung nach oben erfährt.

Die Einwirkung des Lichtes auf wachsende und ausgewachsene, aber in voller Vegetation stehende Pflanzentheile mindert deren Wassergehalt; sie bewirkt eine relative Zunahme der festen Substanz, von welcher in der Volumeneinheit in den beleuchteten Theilen eine grössere Quantität sich findet, als in den beschatteten. Die Beleuchtung verringert die Capacität der pflanzlichen Gewebe, der Zellmembranen und mittelbar (oder unmittelbar) der Zellenräume zur Wasseraufnahme. Trifft einseitige Beleuchtung einen Pflanzentheil, in welchem zur Zeit sehr geringe oder gar keine Zunahme der festen Substanz stattfindet; — ein ausgewachsenes oder im letzten Stadium der Streckung begriffenes Gebilde, oder die im langsamen Wachsen begriffene Spitze eines Sprosses der Hedera Helix z. B., so ist der Erfolg eine Incurvation der beleuchteten Seite gegen das Licht. Die Dehnbarkeit der passiv gestreckten und die Expansion der Schwellgewebe dieser Seite wird in stärkerem Maasse durch das Licht verringert, als die der beschatteten Seite, und so erhält das Ausdehnungsstreben dieser das Uebergewicht. Einen anderen Erfolg hat die einseitige Beleuchtung sehr intensiv wachsender Sprossungen vieler Pflanzen. In dem vorzugsweise vom Licht getroffenen Gewebe häuft das, von anderen Theilen der Pflanze her dem wachsenden Theile zugeführte Baumaterial seine feste Substanz vorzugsweise an. Hier werden die Zellwände dicker, der Zelleninhalt concentrirter; öfter als im minder beleuchteten Gewebe erfolgt Fächerung der Zellen durch Scheidewände. Schon der erste Beginn der Streckung der Zellmembranen des Gewebes der vorzugsweise beleuchteten Hälfte des wachsenden Gebildes macht das Volumen desselben über das der anderen Hälfte überwiegen.

Man kann sich vorstellen, dass die beginnende Streckung eines Theils des stärker beleuchteten Gewebes das noch im Zustande der lebhaftesten Zellvermehrung befindliche solche Gewebe gewaltsam dehne, und so es zur Aufnahme noch grösserer Massen des zuströmenden Baumaterials befähige.

Wenn innerhalb eines, dem Einflusse der Schwerkraft unterworfenen plastischen Körpers eine emportreibende Kraft wirkt, deren Intensität am Orte grösster Massenanhäufung am beträchtlichsten ist, so muss dieser Körper nothwendig die Form eines Paraboloïds annehmen. Treten in verschiedenen Theilen des Körpers zu verschiedenen Zeiten Schwankungen der Intensität der empor treibenden Kraft ein, so wird, wenn während einer Abnahme des Aufwärtsstrebens der Masse der Scheitelregion des Paraboloïds unmittelbar unter dem apicalen Theile das Aufwärtsstreben fortdauert, oder wenn während gleichbleibender Intensität dieses Strebens dort dieselbe hier sich steigert, ein Theil der Masse als laterale Sprossung über den Umfang des Körpers seitlich hervortreten: ein Ringwall, wenn in der ganzen Scheitelregion die emportreibende Kraft erlahmt und wenn die ganze Zone unter ihr im Emporstreben constant bleibt oder sich steigert; eine oder mehrere seitliche Hervorragungen, wenn dieser oder jener Vorgang auf einen eng umgränzten Ort sich beschränkt.

Der neu angelegten seitlichen Sprossung wird so lange vorzugsweise fernere Masse zugeführt, als die oberhalb ihrer Insertion stehende Region des Körpers in der Energie des Emporstrebens hinter ihrer Einfügungszone zurück bleibt; sie wird rascher wachsen, als der apicale Theil des Körpers. Die Achse solcher seitlicher Protuberanzen divergirt im ersten Anfange nothwendig von der Lothlinie. Ob sie diese Richtung dauernd einhält, oder ob sie bei weiterer Entwickelung aufwärts oder abwärts sich krümmt, wird abhängen von dem Verhältniss der in ihr thätigen emportreibenden Kraft zu dem Zuge, welchen die Schwerkraft auf ihre Masse übt. Im Allgemeinen wird die Achse der Protuberanz im Beginne des Hervortretens mit der Lothlinie einen spitzeren Winkel bilden, als während der weiteren Verlängerung derselben. Die Sprossungen erster Ordnung des plastischen Körpers können in derselben Weise, in welcher sie entstanden, Sprossungen weiterer Ordnungen bilden.

Erscheinungen, welche allen diesen Voraussetzungen entsprechen, lassen sich an den pastösen Plasmodien gewisser Myxomyceten deutlich erkennen. Ueberträgt man ein, etwa 1 □ CM. grosses oder grösseres der, nach allen aufwärts gehenden Richtungen zierlich stacheligen Plasmodien der Stemonitis fusca oder oblonga auf eine feuchte Porzellanplatte, so wird durch den unvermeidlichen mechanischen Eingriff in die Structur desselben seine eigenartige Gestaltung vorübergehend aufgehoben; es nimmt die Gestalt eines Tropfens einer zähen Flüssigkeit auf wagerechter Unterlage an (S. 26). Schon nach einigen Minuten treten auf der Scheitelregion des Tropfens flache Protuberanzen hervor, die rasch an Länge und Schlankheit zunehmen, während weiter abwärts andere Protuberanzen in Vielzahl entstehen, langsamer sich verlängernd. Ist eine Protuberanz genau apical, so entwickelt sie sich zu einem senkrecht gestellten, schlanken Paraboloïd. Die lateralen sind um so stärker gegen den Horizont geneigt, je weiter abwärts sie entstehen. Die meisten Hervorragungen bilden seitliche Sprossungen; die dem Scheitel näheren in grösserer Zahl und in öfterer Wiederholung, als die der Basis näheren. Während dieser Aufwärtswanderungen der Substanz nimmt die

Grundfläche des Plasmodium an Umfang ab. Das Plasmodium erhält binnen etwa einer Stunde aufs Neue die Gestalt eines mit verzweigten kurzen Weichstacheln besetzten Klumpens, dessen Höhe viel beträchtlicher ist, als die des gestaltlosen Tropfens es war. Bisweilen erreicht die Höhe des ganzen Gebildes die Hälfte des grössten Querdurchmessers desselben. — Dünnflüssigere Plasmodien, wie die Jugendzustände derer von Didymium und Aethalium, vermögen nicht, über ihre Unterlagen sich beträchtlich zu erheben. Sie zeigen aber während jeder Periode des Wanderns nach einer (bevorzugten) Hauptrichtung, ähnlich wie die der Stemoniten, eine dendritische Gestaltung; wenn auch die Enden der beinahe durchgehends in einer Ebene liegenden Sprossungen sich häufig begegnen und verschmelzen, Anastomosen bildend, deren Zahl diejenige der freien Astenden übertrifft.

Die Hautschicht in lebhafter Gestaltänderung begriffener Plasmodien ist der inneren Masse so sehr ähnlich; von solcher Weichheit, Dehnbarkeit, Wasserhaltigkeit, dabei so dünn, dass bis zum Erweis des Gegentheils ein von der Hauptmasse wesentlich differentes Gestaltungsstreben ihr nicht beigemessen werden darf. Fliesst sie doch, beim Einziehen vorhanden gewesener Auszweigungen, oft auch wenn sie in ziemlicher Dicke ausgebildet gewesen war, nachträglich — etwas später als die von ihr umhüllte körnige Masse —, in den Hauptkörper des Plasmodium zurück (S. 24). Wird sie von älteren Plasmodien als protoplasmaleere, wassererfüllte Röhre zurück gelassen, so strömt zwar bisweilen bewegliches Protoplasma wieder in den Hohlraum ein. Es wurde aber nie beobachtet, dass die Seitenwand einer solchen aufs Neue gefüllten Röhre neue Auszweigungen des Plasmodium hervorbrachte.

Die Wachsthumserscheinungen der Gewächse, deren Protoplasma auch an den Stellen raschester Wanderung in stetiger Richtung, in den Vegetationspunkten, von festen, elastischen Membranen umhüllt ist, unterscheiden sich schon dadurch von den Gestaltveränderungen der Plasmodien, dass alle Gestaltänderung nothwendig auch Volumenzunahme ist; dass die einmal angelegten Theile bleiben; dass sie zwar nachträglich weiter wachsen, aber nicht sich verkleinern oder sofort wieder verschwinden können. Die membranöse Hülle, welche als integrirender Theil zum wachsenden Pflanzenkörper hinzutritt, zeigt das Auftreten von Wachsthumserscheinungen, welche denen der Aussenflächen der Plasmodien ähnlich sind. Diese Wachsthumserscheinungen der Membranen können nicht als Gegensatz zu denen des umhüllten Protoplasma aufgefasst werden. Es ist kein Grund vorhanden, vorauszusetzen, dass die Ursachen, welche örtliche Massenanhäufungen des bildungsfähigen Zelleninhalts bewirken, nicht auch Volumen- und Massenzunahme der umhüllenden Zellhäute zur Folge haben; kein Grund liegt vor, anzunehmen, dass das Wachsthum der Zellenpflanzen lediglich auf einer Zunahme der Flächenausdehnung der Zellmembranen beruhe. Aber die grosse Regelmässigkeit der inneren Structur, welche auch an den eben neu gebildeten Membranen in der beiderseitig scharfen Begränzung der Flächen, an den noch sehr jungen Zellhäuten in dem Auftreten der doppelten Lichtbrechung sich zu erkennen giebt, sowie die im Vergleich zum Protoplasma viel complicirtere moleculare Constitution der Zellhäute, wie sie aus den verwickelten Erscheinungen des Dickenwachsthums vieler derselben erschlossen werden muss; endlich die relativ grössere Starrheit und Festigkeit auch der jüngsten Zellstoffmembranen, welche in diesen Eigenschaften

auch dem zähesten Protoplasma weit überlegen sind, — dies Alles lässt erwarten, dass die neuen Wachsthumsrichtungen an einem von Zellhäuten umschlossenen Pflanzenkörper in regelmässigerer räumlicher Vertheilung, in bestimmteren, gleichmässiger umgränzten Zeitfristen hervortreten werden, als an nackten Protoplasmamassen; dass die Umhüllung eines wachsenden Pflanzentheils durch feste Membranen Zeit und Ort des Hervortretens neuer Wachsthumsrichtungen, also der Anlegung lateraler Sprossungen regelnd beeinflussen werde. Es steht zu vermuthen, dass bei zelligen Pflanzen in minderem Grade eine directe Beziehung der Wachsthumsrichtungen zu ausserhalb der Pflanze thätigen Kräften sich zeigen werde, als bei nackten Protoplasmamassen. Die Bestrebungen der von festeren Membranen umschlossenen wachsenden Massen, neue seitliche Sprossungen zu bilden, werden am Ersten an den Stellen der widerstehenden Umhüllung sich geltend machen, an welchen die Membran im Zustande grösster Dehnbarkeit oder stärksten Flächenwachsthums sich befindet, Zustände von denen vorausgesetzt werden muss, dass sie zusammenfallen (S. 508).

Es ist denkbar, dass die Eigenschaften der Zellmembranen der Aussenfläche der Hauptachse einer gegebenen Pflanzenform, welche in bestimmter Stellung dieser Achse zur Lothlinie, zur Lichtquelle oder zur Richtung irgendwelcher ausserhalb der Pflanze thätiger Kräfte erlangt wurden, und welche Vertheilung und Form der an ihr auftretenden lateralen Bildungen bestimmen, — dass diese Eigenschaften auf an der betreffenden Achse gebildete Nebenachsen, bis zu solchen fernster Ordnung, sowie auf die von dem Pflanzenindividuum sich abtrennenden, entwickelungsfähigen Keime in solcher Vollständigkeit übertragen werden, dass die Gestaltung dieser Achsen höherer Ordnung, dieser Nachkommenschaft derjenigen der Hauptachse (sammt deren nächsten seitlichen Bildungen) der Mutterpflanze ähnlich bleibt, auch wenn die Lagenverhältnisse zur Lothlinie, zur Lichtquelle und zu den Richtungen sonstiger äusserer Einwirkungen sich ändern. Diese Unterstellung dürfte es begreiflich machen, dass im Aufbau der verschiedenen Pflanzenformen, bei aller Mannichfaltigkeit, jene durchgreifende Uebereinstimmung besteht, welche kurz (wenn auch nicht erschöpfend) als Orientirung der Auszweigung zur Lothlinie oder zur Einfallsebene der stärksten Beleuchtung bezeichnet werden mag (vgl. S. 578).

Ich bin in den vorstehenden Andeutungen weiter auf das Gebiet des blossen Meinens und Vermuthens hinüber gegangen, als dies in der Regel bei Erörterung von Gegenständen der beschreibenden Naturwissenschaften gestattet ist. Die Rechtfertigung zu einem Ausnahmeverfahren finde ich in den Erwägungen, dass ein Gedankengang, selbst wenn er von dem richtigen Wege abweicht, immer noch besser ist als ein gedankenloses Hinnehmen unvermittelt neben einander stehender Thatsachen, und dass eine Frage, vor deren Angriff jeder zurückscheut, nie zur Lösung gelangen wird.

§ 25.

Beeinflussung der Gestaltung von Pflanzentheilen durch in sie eindringende fremde Organismen.

Jeder fremde Körper, der in einen lebenden Theil einer Pflanze eindringt, ruft in der Umgebung der durch ihn verursachten Wunde Wachsthumserschei-

nungen hervor: bei vielzelligen Pflanzen die Bildung von Zellgewebe (Kork) in den Wundflächen im Allgemeinen parallelen Platten; bei in Wachsthum und in Zellvermehrung begriffenen Theilen solcher Gewächse eine örtliche Steigerung des Wachsthums und der Zellvermehrung (so z. B. eine bis in das holzbildende Cambium eines Baumes dringende Wunde). Eine einmalige Verwundung ändert nicht wesentlich die Gestaltung eines fernerhin noch wachsenden Pflanzentheiles, abgesehen von der durch sie geschehenen Zerstörung von Gewebe. Ein bewegungsloser Körper, der in das Innere einer lebenden Pflanze gelangt, bleibt in dem Gewebe derselben eingeschlossen, ohne eine andere Aenderung der Form seiner Einlagerungsstelle zu veranlassen, als die etwa durch sein Volumen bedingte. Ganz anders wirkt das Dasein vieler lebender fremder Organismen im Körperinnern der Pflanzen. Die stetig fortdauernde, immer wiederholte Anregung zu neuen Wachsthumsvorgängen, welche ein solcher Organismus auf die Umgebung seiner Wohnstätte übt, führt zu höchst auffälligen und eigenthümlichen Gestaltungen; zu Gestaltungen welche ohne den Eingriff des fremden Organismus in die Pflanze in der Regel nicht zur Entwickelung gelangen, und die in vielen Fällen eigenartiger, für specifisch differente Organismen verschiedener Natur sind. Drei Reihen solcher Erscheinungen treten besonders hervor: die formenändernde und neue Formen entwickelnde Einwirkung parasitischer Thiere, diejenige parasitischer Pflanzen, und die bei den Vorgängen geschlechtlicher Fortpflanzung überaus häufig stattfindende Einwirkung der männlichen Geschlechtsprodukte (der Pollenkörner und Pollenschläuche, der Spermatozoïden) auf die Umgebung der weiblichen Organe.

Die Gallen sind Auswüchse in kräftiger Vegetation stehender Pflanzentheile, welche nur in Folge des Einflusses im Innern oder an der Oberfläche dieser Pflanzentheile lebender Thiere sich bilden: die meisten in Folge der Bewohnung der betreffenden Pflanzentheile durch Larven von Hymenopteren (Gallwespen, Cynipiden) und von Dipteren (Gallmücken, Cecidomyiden), sowie durch die ausgebildeten Thiere und die Larven gewisser Aphiden, wie z. B. Pachypappa C. L. Koch, Pemphigus Koch, Thecabius Koch auf Pappelblättern, Tetraneura ulmi Deg auf Ulmenblättern, Chermes Abietis L. zwischen den Blättern junger Fichtensprossen[1]; auch Räderthiere (S. 77) und Milben geben zur Bildung von Gallen Veranlassung (die letzteren zu derjenigen der Erineum genannten Wucherungen der Blätter, wie sie z. B. bei denen der Weinrebe sehr häufig in Form von nach Oben convexen, auf der concaven Seite stark behaarten Auftreibungen der Blattspreite vorkommen). Es entwickeln sich Gallen sowohl aus jugendlichen, bei normalem Entwickelungsgange zu bedeutendem fernerem Wachsthum bestimmten Gebilden, als auch aus solchen, die ihr normales Wachsthum vollendet haben. Die Gallen sind im Allgemeinen von bestimmter, die von gegebenen Thierarten bewohnten meistens von, für die betreffende Art höchst charakteristischer Gestalt. Gallwespenarten, die einander äusserst ähnlich sind, welche der nämlichen Gattung angehörend nur durch unbedeutende Modificationen der Färbung und Behaarung sich unterscheiden, verursachen die Entwickelung sehr verschieden beschaffener Gallen. Die mechanische Reizung, welche das Thier auf seine Wohnstätte übt, ist

1) C. L. Koch, die Pflanzenläuse, Nürnb. 1857, p. 270 ff.

es nicht allein, welche die Bildung der Gallen hervorbringt. Die im Inneren lebender Pflanzentheile wohnenden Käfer und Schmetterlingsraupen verursachen keine Gestaltänderungen der von ihnen bewohnten Gebilde. Die Borkenkäfer bewirken wohl Zerstörungen, aber keine Deformationen der Rinde der von ihnen heimgesuchten Bäume. Die Raupen der Birnenmotte üben auf die Kernobstfrüchte keinen andern Einfluss, als den einer geringen Beschleunigung der Zeitigung. Die Anwesenheit der blätterminirenden Insectenlarven, z. B. derer der Cecidomyiden, welche Arten der Gattung Phytomyza sind, ist ohne Einfluss auf dir Gestalt der bewohnten Blätter. Die Anregung zu eigenartiger Entwickelung, welche von den gallenhervorrufenden Thieren ausgeht, erstreckt sich in vielen Fällen bis auf Gewebspartieen, die von dem Thiere mehrere Millimeter weit entfernt sind. Dies Alles führt zu dem Schlusse, dass flüssige, die Zellwände auf erhebliche Distanzen durchdringende Ausscheidungen der Thiere auf die Bildung der Gallen wesentlich einwirken.

Die Larven der Cynipiden wohnen stets im Innern des Gewebes der Galle. Das eyerlegende Weibchen bohrt mit dem Legestachel ein relativ tiefes Loch in einen bestimmten Theil der Nährpflanze, und deponirt in dieses das Ey. Der von der ausgekrochenen Larve geübte Reiz wirkt allseitig; die Galle entwickelt sich als geschlossener Hohlkörper,; wenn einzeln stehend, meist von sehr regelmässiger, kugeliger, eyförmiger, kegelförmiger u. s. w. Gestalt. Unregelmässig geformte Gallen kommen dadurch zu Stande, dass mehrere Eyer in naher Nachbarschaft in denselben Pflanzentheil gelegt wurden; die sich entwickelnden Gallen fliessen zu einer mehrfächerigen, sogenannten Schwammgalle zusammen, wobei die zufällige Gruppirung der einzelnen von Larven bewohnten Hohlräume den Umriss der zusammengesetzten Galle bestimmt[1]). So z. B. die so gemeinen, an jungen Eichenzweigen stehenden schwammigen Gallen, welche von den Larven der Teras terminalis bewohnt werden; die von Aulax Sabaudum Hartg. herrührenden Gallen der Inflorescenzachse des Hieracium Sabaudum, die von Aulax Brandtii Ratzeb., Rhodites Rosae Htg., Rh. Eglanteriae Htg. u. a. Arten derselben Gallwespen-Gattung hervorgebrachten zottigen Gallen der Rosen, die sogenannten Bedeguar. Es giebt übrigens auch vielkammrige Gallen von sehr regelmässiger Gestalt, wie z. B. die ellipsoïdische, mit zahlreichen keulenförmigen Protuberanzen dicht besetzte Schwammgalle der Cynips lucida Koll. [2]). Auch von im Innern des Pflanzenkörpers lebenden einzelnen Dipterenlarven bewohnte Gallen zeigen regelmässigste Gestalt und Structur: so die auf der Oberseite von Buchenblättern häufigen eyförmigen, zugespitzten hohlen Gallen der Homonomyia Fagi, deren Wand von einer in einen Kreis gestellten Anzahl von Gefässbündeln durchzogen ist. Vielkammerige Dipterengallen pflegen minder regelmässig gestaltet zu sein; so die von Lasioptera Eryngii, Rubi, Arundinis verursachten Stängelanschwellungen ihrer Nährpflanzen (L. Arund. lebt in Phragmites arundinacea). — Andere Dipterenlarven leben an der Aussenseite der von ihnen bewohnten Pflanzentheile, so z. B. die der Cecidomyia Poae Bosc., welche durch ihre Anwesenheit zwischen der Basis der Blattscheiden und der Halmaussenfläche verschiedener Arten von Poa den Anlass zum Hervorsprossen zahlreicher wurzelähnlicher Bildungen aus der Stängelzone giebt, welcher die Larve ansitzt[3]). — Die gallenbildenden Aphiden leben stets äusserlich an den, in Folge ihrer Anwesenheit wuchernd wachsenden Pflanzenblättern. Die Stellen der Blätter von Ulmen und Pappeln, an welchen im Frühling, bei Beginn der Knospenentfaltung die sogenannten Altmütter sich festsaugen, wachsen sofort stärker in die Breite, nach der oberen Seite des Blattes hin sich wölbend. Bei den

1) Die nachfolgenden Angaben über Gallen der Cynipiden sind entnommen aus Taschenberg, Hymenopteren Deutschlands, Lpz. 1866, p. 187 ff. Die über Cecidomyiden aus Schiner, Fauna Oestreichs, Fliegen, H. 11. 12, p. 342 ff.

2) Abgebildet durch Malpighi: Op. omn. ed. Lugd. Batav. 1.; Taf. zu p. 148, Fig. 52.

3) Prillieux, in Ann. sc. nat. 8. S. 20, p. 191.

Gallen der Pappeln bilden sie eine, meist der Mittelrippe oder dem oberen Theil des Blattstiels ansitzende, blasenförmige Auftreibung, die mit einem äusserst engen Spalt nach der Blattunterseite hin sich öffnet, und von der Altmutter und deren Nachkommenschaft bewohnt ist[1]; die meisten Gallen der Ulmen- und Lindenblätter haben die Form nach unten weit offener Düten, in deren Scheitelwölbung die Parasiten sitzen. Die Erineum genannten Gallen sind ähnliche aber nur sehr flach gewölbte Auftreibungen der Blattflächen.

Die meisten Gallen entwickeln sich aus jugendlichen, noch im lebhaften Wachsthum begriffenen Pflanzentheilen: so alle von Aphiden hervorgebrachten Gallen; so ferner die aus angestochenen Knospen von Quercus schon im Jahre der Anlegung, also eine Vegetationsperiode vor der normalen Entfaltung hervorbrechenden Gallen vieler Cynipiden, z. B. die langgezogen-keulenförmige Galle, welche von Ceroptres clavicornis Htg. herrührt[2], die einer kleinen Eichel ähnlich gestaltete, von einer Cupula-artigen Hülle mit langen Schuppenblättern, die äusserlich wie ein kleiner Fichtenzapfen aussieht, allseitig umschlossene Galle der Cynips fecundatrix Htg.; die im Herbst erscheinenden Gallen der Cynips autumnalis Htg., die bis 2 CM. Durchm. erreichenden, kurzkeuligen, an der Spitze genabelten Gallen der Cynips argentea Htg. [3]. Manche Cynipiden-Gallen entstehen aber auf völlig ausgebildetem, altem Gewebe: aus den äussersten lebenden Schichten der Rinde viele Jahre alter Eichenstämme, in den Rissen der Borke hervortretend, erwachsen die der Cynips conifica und truncicola Htg., ebenso aus den oberirdischen Theilen sehr alter Wurzeln die der C. rhizomae Htg. Aus der Oberseite der ausgewachsenen Eichenblätter, erst im Herbst, erheben sich die Gallen der Biorhiza renum Gir.; die der Biorhiza aptera Htg. stehen vorzugsweise an älteren Theilen dünner Eichenwurzeln[4].

Einander äusserst ähnliche Gallwespen-Formen veranlassen die Entwickelung höchst verschieden gestalteter Gallen. Cynips calycis Burgsd. und C. caput Medusae Htg. sind nur durch Färbung und Behaarung des Abdomen verschieden. Beide legen ihre Eyer in das Gewebe der jungen Cupula von Quercus robur. Die Galle der C. calycis ist ein einseitiger Auswuchs der Cupula, von dick-keulenförmiger Gestalt, mit einzelnen stumpfen Protuberanzen besetzt[5]; die der C. caput Medusae treibt zahlreiche, strahlige, lange, viel verästelte Auswüchse[6]. Auch die linsenförmigen, einzeln stehenden, ziemlich grossen Gallen der Oberseite der Eichenblätter, welche von Neroterus Malpighii herrühren, sind erheblich verschieden von den kleinen, gesellig an ähnlichen Stellen vorkommenden, hemdenknopfförmigen Gallen des N. Reaumurii. Die von verschiedenen Arten der Gattung Rhodites abstammenden Rosengallen sind einander nur wenig ähnlich.

Die schmarotzenden Pflanzen zeigen eine ähnliche Verschiedenheit der Einwirkung auf die Gestalt der von ihnen bewohnten Gewächse, wie die thierischen Parasiten. Manche Schmarotzerpflanzen ändern in keiner Weise die äussere Form der Theile der Nährpflanze, in welche ihre Saugorgane eingedrungen sind: so unter den wenigzelligen Cystopus Portulaccae, die Uredo- und die Teleutosporenfructification der meisten Uredineen; unter den Gefässpflanzen Cuscuta; während Cystopus candidus, die Aecidien-Fructification vieler Uredineen (z. B. die des Aecidium der Puccinia graminis auf Berberis, diejenige des Podisoma — die sogenannten Roestelien — auf Pyrus und Sorbus), die Loranthaceen (besonders Myzodendron), die Balanophoreen, Cytineen und Orobancheen beträchtliche, oft

1) C. L. Koch, a. a. O. p. 271.
2) Abgebildet in Malpighi, Op. omn., ed. Lugd. Batav., 1.; Taf. zu p. 121, Fig. 44.
3) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 123, Fig. 48. 49.
4) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 126, Fig. 65.
5) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 124, Fig. 57.
6) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 119, Fig. 34.

charakteristisch gestaltete, Wucherungen des Gewebes derjenigen Theile der Nährpflanze hervorrufen, an oder in denen sie wohnen.

Es hat Reissek bereits im Jahre 1843 gezeigt [1], dass die Formenänderungen, welche Inflorescenz und gelegentlich auch Einzelblüthen des Thesium intermedium Schrad. dadurch erleiden, dass die blühenden Sprossen von dem Aecidium Thesii Desv. befallen werden, in vielen Stücken den regelmässig bei anderen Santalaceen vorkommenden Gestaltungen gleichen. Die Inflorescenz erhält die Gestaltung derjenigen des capenser Thesium paniculatum L., oder der Osyris alba L. Eine Blüthe, mit verkümmertem Pistill, sehr kurzen Filamenten, nicht gezähnten Perigonialblättern, glich fast vollständig einer männlichen Blüthe der Leptomeria acida R. Br. [2]. Es ist wohl denkbar, dass eine durch viele Generationen fortgesetzte, regelmässig oder sehr häufig eintretende derartige Beeinflussung durch Parasiten dahin führe, hervorgerufene Modificationen des Entwickelungsganges der Art erblich zu machen, dass sie fürderhin auch eintreten, wenn der schmarotzende Organismus nicht mehr auf der betreffenden Pflanze sich einstellt.

Eine mächtige Wirkung auf die Gestaltung der den weiblichen Fortpflanzungsorganen benachbarten Theile übt bei sehr vielen Pflanzen der Contact der Träger der befruchtenden Kraft, der Pollenzellen oder Pollenschläuche, beziehendlich der Spermatozoïden der nämlichen oder einer ähnlichen Pflanzenform. Nicht allein die dem Produkt der geschlechtlichen Zeugung nächst benachbarten Gebilde, auch ihm ferner gelegene werden bei höheren Kryptogamen und Phanerogamen in solcher Weise zu bestimmter Weiterentwickelung angeregt. Die Reihe der Fälle ist lang, in welchen es zur vollen Ausbildung der weiblichen Fortpflanzungsorgane von Phanerogamen bis zu derjenigen Entwickelungsstufe, auf welcher die Zeugung erfolgt, des vorgängigen Contacts von Theilen der noch jugendlichen weiblichen Geschlechtswerkzeuge mit dem Pollen der nämlichen oder einer sehr ähnlichen Pflanzenart unbedingt bedarf. So z. B. wird nie ein Eyweisskörper mit Corpusculis entwickelt, wenn die Bestäubung der Ovula von Taxus baccata oder von Juniperus communis unterblieb; die Ausbildung der basilaren Partie der Karpelle von Corylus und Quercus zum Fruchtknoten, die Entwickelung von Eychen in diesen Fruchtknoten erfolgt nur dann, wenn die Narben bestäubt wurden; die Ausbildung der Ovula der Orchideen bis zur Geschlechtsreife bleibt unvollendet, wenn die Bestäubung unterblieb. Fremder Pollen, von ähnlichen Species genommen, kann unter Umständen den der eigenen Art in diesen Beziehungen vertreten, selbst wenn er zur Erzeugung eines keimfähigen Embryo nicht fähig ist [3].

Es giebt den angeführten Beispielen nahe verwandte Pflanzenformen, bei welchen die Entwickelung der weiblichen Fortpflanzungsorgane bis zu der, erst lange nach der Bestäubung eintretenden vollen Geschlechtsreife auch dann fortgeführt wird, wenn die Bestäubung nicht erfolgte. Das schlagendste Beispiel geben die Cycadeen. In den Gewächshäusern der europäischen Gärten kommen die weiblichen Inflorescenzen der Cycadeen ganz in der Regel zur vollen Ausbildung der Eyweisskörper und Corpuscula [4], selbst zur anscheinenden Reifung der (selbstverständlich embryonenlosen) Samen, auch wenn keine Bestäubung durch

1) Linnaea, 17 Bd. p. 641. — 2) a. a. O. p. 650. — 3) Näheres im 3. Bande dieses Buchs. — 4) Gottsche, Bot. Zeit. 1845, p. 511.

den Pollen der gleichen, oder irgend einer Form der durchweges aus diöcischen Pflanzen bestehenden Familie erfolgte; ein Verhältniss, welches Vermuthungen hervorrufen mag, die den in Bezug auf Thesium S. 637 ausgesprochenen analog sind.

Fremder Blüthenstaub wirkt bei der Anregung der Fortentwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane einer gegebenen Pflanzenart zu Frucht und Samen dem eigenartigen Pollen zwar ähnlich, aber nicht gleich. Die Eigenschaften der Embryonen sind bei Bastardbefruchtungen gemeinhin sehr merklich modificirt durch Ersetzung eines Theiles der Eigenthümlichkeiten der mütterlichen Pflanze durch solche der väterlichen. Die Hüllen der Embryonen, die Samenschalen, die Früchte, zeigen in der Regel keine merkliche Beeinflussung durch die Fremdbestäubung. Doch kann in einigen Fällen eine solche Beeinflussung nachgewiesen werden [1]). Es ist denkbar, dass eine mit der Eigenbestäubung dauernd concurrirende Fremdbestäubung, ohne direct an der Zeugung der Embryonen betheiligt zu sein, doch die Eigenschaften derselben, oder die der Früchte in geringem Grade erblich dauernd modificiren könne.

§ 26.

Beeinflussung der Gestaltung wachsender Pflanzentheile durch die Anordnung ihnen benachbarter Sprossungen des nämlichen Pflanzenkörpers.

Der Entstehungsort neuer seitlicher Sprossungen eines Pflanzentheils, welcher solche Sprossungen in der nächsten Nachbarschaft bereits vorhandener hervorbringt, steht nachweislich in bestimmter Beziehung zur Anordnung der zuvor gebildeten Blätter oder Zweige (§ 11). Somit wird die Form des ganzen Pflanzenkörpers in sehr entschiedener Weise beeinflusst durch die Stellung seiner in den früheren Stadien des Wachsthums gebildeten seitlichen Sprossungen; und in vielen Fällen ist diese Beeinflussung der Anordnung der neuen Sprossungen durch die Gruppirung der bereits vorhandenen die allein maassgebende. Anders aber verhält es sich mit der Weiterentwickelung der als abgegliederte Theile des Pflanzenkörpers sich darstellenden Einzelsprossungen. Obwohl diese in sehr vielen Fällen während des Jugendzustandes in umhüllende Gebilde aufs Engste eingepresst sind, so kann doch kein Beispiel mit Sicherheit genannt werden, welches darthäte, dass durch diese Einpressung in Hüllen von bestimmter Form die Gestaltung einer sich entwickelnden Knospe, eines sich entwickelnden Blattes in irgend wesentlicher Weise beeinflusst würde. Der mechanische Druck, welchen ein in engen Hüllen rasch wachsendes Gebilde, eine beblätterte Knospe erfährt, kann Verschiebungen der Blattmedianen, Abplattung des Complexes der Blätter hervorrufen, so z. B. bei lateralen Laubknospen von Gräsern, von Celtis (vergleiche die Abbildungen 176 und 180, S. 589 und 595); die Pressung der umhüllenden Theile kann auf den umhüllten tiefe Einprägungen zurücklassen (die entfalteten Blätter von Agave tragen auf ihren Rückenflächen die Eindrücke der Seitenränder der sie in früherer Knospenlage gedeckt habenden Blätter; der Sporn des vorderen Kronenblatts der Viola Riviniana Rchb. den Eindruck des Blüthen-

1) Auch hierüber wird im 3. Bande Weiteres beigebracht werden.

stiels, an welchen der Sporn auf frühem Knospenzustande angepresst war); die von Knospenschuppen oder Stipulen umschlossenen Spreiten junger Blätter werden durch die enge Einhüllung zu mannichfaltigen Rollungen und Faltungen veranlasst (S. 542); — aber selbst bei derartigen Vorgängen sind eigenartige Wachsthumserscheinungen der eingeschlossenen Bildungen maassgebend betheiligt; und die durch die Pressung der benachbarten Gebilde auf die wachsende Knospe, das wachsende Blatt geübte Modification der Gestaltung ist entweder rasch vorübergehend, oder wenn bleibend ganz unerheblich. Die abgegliederten Sprossungen des Pflanzenkörpers erlangen ihre definitive Form im Allgemeinen durch Wachsthumsvorgänge, welche selbstständig, nicht beeinflusst und geregelt durch den Contact und den Druck der im Knospenzustande an die betreffende Sprossung gränzenden Gebilde verlaufen.

Es liegen Andeutungen dafür vor, dass ein sehr erheblicher Einfluss auf die Form der sich entwickelnden Pflanzentheile durch das Medium geübt wird, in welchem die Pflanzen wachsen. In auffälligster Weise sind z. B. die Blätter des Potamogeton heterophyllus, des Ranunculus aquatilis, der Cabomba Caroliniana Gray., welche unter dem Druck einer hohen Wassersäule sich entwickelten, von denjenigen verschieden, welche nahe an oder auf der Oberfläche des Wassers sich ausbildeten. Minder beträchtliche, aber analoge Differenzen zeigen die Blätter der Callitriche, der Hottonia und anderer Wasserpflanzen. Die Formen der in fliessendem Wasser entwickelten Stängelglieder und Blätter oder Blattabschnitte mancher Wasserpflanzen, z. B. der Wasserranunkeln, sind durch beträchtliche Streckung im Sinne der Stromrichtung von denen in stehenden Gewässern gewachsener Individuen derselben oder ähnlicher Pflanzenformen ausgezeichnet. Dieser verwickelte Gegenstand ist bisher noch nicht einer eingehenden Untersuchung unterworfen worden. Es ist fraglich, ob die Modification des Entwickelungsganges, welche im Gegensatz zu den tief unter dem Wasserspiegel angelegten Blättern an den der Oberfläche nahe gebildeten eintritt, durch Abnahme des hydrostatischen Druckes, oder durch den Zutritt sämmtlicher oder beinahe sämmtlicher Strahlen des Sonnenlichts hervorgerufen wird; fraglich, ob nicht in vielen der einschlägigen Fälle nur der fortschreitende Gang der Metamorphose zur Erscheinung kommt. Aehnliche Fragen erheben sich in Bezug auf die Abweichung des Entwickelungsgangs der unter dem Boden, also bei Lichtausschluss, angelegten Blätter vieler Stauden, und der im Lichte entwickelten Blätter desselben Sprosses. Es liegt hier ein weites, bisher aber noch kaum betretenes Feld der experimentirenden Untersuchung offen.

Es möge erlaubt sein, zum Schlusse dieser Erörterungen einige Muthmaassungen auszusprechen über den wahrscheinlichen Gang der Aenderung der Formen, welche ein pflanzlicher Organismus einhalten mag, welcher vom einfachsten Baue und von primitivster Gestaltung zu complicirter Structur oder zu einer Gestaltung fortschreitet, die von äusseren Einwirkungen bestimmt und ihnen angepasst ist. Eine aus der Einzelligkeit zur Mehrzelligkeit S. 578), aus der linearen Gestalt zur dendritisch verzweigten übergegangene Pflanze wird aller Wahrscheinlichkeit nach ihre in Bezug auf die bevorzugteste Wachsthumsrichtung, die Hauptachse, lateralen Sprossungen zunächst nach vielen zu dieser Achse radialen Richtungen entwickeln. Ihre Seitenachsen, ihre Blätter werden nach drei oder mehr Richtungen von einander divergiren, wenn ihre Hauptachse dem Zuge der

Schwerkraft entgegen emporstrebt. Die seitlichen Sprossungen werden, wenn mehrere gleichzeitig auftreten, in drei- und mehrgliedrigen Wirteln, wenn sie in rascher Succession einander folgen, in kleinen Divergenzwinkeln, wenn zwischen der Anlegung zweier consecutiver Sprossungen ein längerer Zeitraum verfliesst, in Divergenzwinkeln stehen, die wenig grösser sind, als $^1/_3$. Auf die Seitenachsen wird sich zunächst die Anordnung seitlicher Sprossungen übertragen, welche an der Hauptachse besteht. Für diese Voraussetzungen spricht auch die Beschaffenheit der grossen Mehrzahl der erhaltenen älteren pflanzlichen Reste. Die Gefässkryptogamen der Steinkohlenperiode zeigen fast durchgehends eine Beblätterung, welche jenen Voraussetzungen entspricht. Es ist mir wahrscheinlich, dass erst allmälig, im Laufe vieljähriger Entwickelung, die Beeinflussungen durch äussere Kräfte eintraten und erblich wurden, welche dahin führen, dass das Wachsthum gegen den Horizont geneigter Sprossungen vorzugsweise in Richtungen erfolgt, welche zur Lothlinie orientirt sind, oder welche zur Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrecht sind. Die Entwickelung der Blattflächen in zur tragenden Achse tangentalen Ebenen, die zweizeilige Anordnung der seitlichen Abschnitte gefiederter Blätter, die gleiche Stellung der Blätter von der Lothlinie divergirender Sprossen von Pflanzen, deren verticale Sprossen drei- und mehrzeilig beblättert sind; — diese und verwandte Erscheinungen halte ich für relativ spät zur Geltung gekommene Folgen der Thätigkeit von Agentien, welche auf einzelne Gewächse noch jetzt, wie der Versuch zeigt, in maassgebender und analoger Weise formenbestimmend einwirken.

Verzeichniss der Pflanzennamen.

Druckfehler.

Seite	406	Zeile	12	von	unten	lies	»chlorophyllosen«	statt: chlorophyllosen.
»	411	»	26	»	»	»	»Bezug auf«	statt: Bezu gauf.
»	411	»	7	»	»	»	»cereale«	statt: cereate.
»	413	»	14	»	oben	»	»Schrägwand«	statt: Schrägenwand.
»	413	»	13	»	unten	»	»beiden neuen«	statt: bei denneuen.
»	417	»	2	»	»	»	»ein«	statt: im.
»	417	»	1	»	»	»	»länger«	statt: längerer.
»	420	»	17	»	oben	»	»major).«	statt: major.
»	421	»	21	»	»	»	»schwacher«	statt: schwach.
»	424	»	6	»	»	»	»Achsenscheitel«	statt: Aschenscheitel.
»	429	»	20	»	»	»	»megalocarpus«	statt: megalacarpus.
»	433	»	1	»	»	»	»gleichzeitig«	statt: gleichezitig.
»	433	»	5	»	»	»	»liegende«	statt: liegenden.
»	433	»	15	»	unten	»	»einer«	statt: eine.
»	436	»	12	»	oben	»	»Molinia«	statt: Molinea.
»	436	»	11	»	unten	»	»dabei«	statt: debei.

Seite 461 Zeile 7 von oben lies »Karpelle« statt: Karpella.
» 472 » 21 » oben » »der« statt: dem.
» 478 » 11 » unten » »californica« statt: california.
» 483 » 4 » » » »zukehrenden« statt: zukehrender.
» 494 » 16 » oben » »sphärischen« statt: sphärischem.
» 494 » 17 » » » »geordnete« statt: geordnote.
» 495 » 8 » » » »eines« statt: einer.
» 500 » 6 » » » »häufig« statt: haufig.
» 503 » 24 » oben » »blättertragenden« statt: blättertragendenen.
» 504 » 8 » » » »vor das« statt: vor dem.
» 506 » 3 » unten » »Bf.« statt: Bl.
» 506 » 7 » oben » »der Achsel« statt: den Achseln.
» 507 Fig. 142 ist umzuwenden, so dass die untere Seite der Figur zur oberen wird.
» 510 Zeile 8 von unten lies »BC« statt: AC.
» 511 » 15 » » » »frühester« statt: früherster.
» 518 » 10 » oben » »der« statt: die.
» 522 » 6 » » » »Form, die« statt: Form die.
» 522 » 6 » unten schalte ein hinter Stipulae »gelegenen Lücke«.
» 525 Fig. 154 stellt eine Knospe von Acacia longifolia, nicht von Platanus dar.
» 526 Zeile 22 von oben lies »einer oder zwei« statt: zwei oder drei.
» 535 » 5 » unten » »Seite« statt: Fig.
» 538 » 9 » » » »ganz« statt: gang.
» 554 » 14 » » » »derselben« statt: desselben.
» 559 » 17 » oben » »ausgerüsteter« statt: ausgerüsteten.
» 563 » 10 » unten » »ist« statt: sind.
» 567 » 16 » oben » »welchem« statt: welcher.
» 577 » 10 » » » »stattfindender« statt: stattfindenden.
» 598 » 8 » unten » »der« statt: der der.
» 606 » 3 » oben » »dass« statt: dsss.
» 606 » 17 » » schalte ein »Blätter« nach: chlorophylllosen.
» 607 » 8 » » lies »Blattform« statt: Blattformen.
» 608 füge folgende Anmerkung hinzu: Celtis, Ulmus, Fagus und Carpinus zeigen analoge Unterschiede der Beblätterung der embryonalen Achse und der Seitenachsen derselben. Döll, Flora von Baden, 2, p. 537.
» 608 Zeile 12 von unten liess »hebt an« statt: hebt.
» 611 » 21 » » » »stellenweise« statt: stellenweis.
» 617 » 19 » oben » »dem ersten« statt: den ersten.
» 620 » 7 » unten » »Portulaccaceen« statt: Protulacaceen.
» 621 » 7 » oben » »Menispermeen« statt: Menispermen.
» 621 » 27 » » » »Eychen« statt: Eychen,.
» 622 » 9 » » » »Archegonienmündung« statt: Archegonienendung.
» 622 » 11 » » » »liegende« statt: liegenden.
» 628 » 21 » unten » »cambialen« statt: cambrialen.





